

# Der Ursprung der Vertebraten.

Eine neue Theorie

von

**Dr. H. C. Delsman.**

Helder, Holland.

Mit 9 Textfiguren.

	pag.
I. Der alte Mund und der neue . . . . .	647
II. Die Gastrulation der Chordaten . . . . .	658
III. Die Cephalogenese der Vertebraten . . . . .	673
IV. Die Chorda und die Kiemenspalten . . . . .	693
V. Ergänzende Betrachtungen . . . . .	702

## I. Der alte Mund und der neue.

Die vergleichende Anatomie gewährt uns einen Einblick in die Evolution der großen Hauptstämme des Thierreichs. Über den Zusammenhang dieser Stämme an der Wurzel des Stammbaumes vermag sie uns aber keinen Aufschluss zu geben. Streng von einander geschieden, als geschlossene Einheiten stehen sie da, ohne vermittelnde Übergangsformen. Und weder die Forschungsreisen nach entlegenen Gegenden noch die Tiefsee- und anderen Meeresexpeditionen, wie sehr sie unsere Formenkenntnis bereichert haben, sind imstande gewesen, die Lücken, welche Echinodermen, Würmer, Mollusken, Vertebraten so scharf von einander trennen, durch neue »Brückenthiere« auszufüllen.

Die Paläontologie hat unseren Einblick in die phylogenetische Entfaltung der einzelnen Thierstämme erheblich vertieft und erweitert. Allein über den Ursprung derselben vermag auch sie uns nicht zu belehren. Mögen auch in älteren geologischen Perioden die Formen gewöhnlich einen primitiveren Charakter aufweisen als die heutigen, dennoch stehen von ihrem ersten Auftreten an die Hauptstämme ebenso scharf von einander getrennt da, als es jetzt der Fall ist. »Perhaps the most disappointing element in palaeontological results thus far«, sagt mit Recht SMITH

WOODWARD (1898), »is the lack of all information concerning the origin of the great sub-kingdoms or phyla of animals«.

Der einzige Zweig der Biologie, welcher hineinzuleuchten vermag in das Dunkel, worin sich der Anfang der Hauptentwicklungsbahnen des Thierreichs verliert, ist die vergleichende Embryologie. Sie hat die Brücke geschlagen zwischen den im erwachsenen Zustande so sehr von einander verschiedenen Anneliden und Mollusken, und deren gemeinschaftlichen Ursprung an den Tag gelegt. Sie hat in den bisher dem Molluskenkreise eingeordneten Tunicaten die niedrigst organisirten Chordaten erkannt. Sie hat uns gelehrt, wie auch die höheren Formen im Gastrulastadium alle die Coelenteratenstufen durchlaufen, und noch so viel mehr. Von ihr eher als von der Paläontologie oder der vergleichenden Anatomie dürfen wir die Lösung erwarten des großen Räthsels vom Ursprung des Vertebratenstammes.

Wenn wir aus der vergleichenden Embryologie phylogenetische Schlüsse ziehen wollen, so wird es nöthig sein, auf um so frühere Entwicklungsstadien zurückzugreifen, je weniger die betreffenden Formen oder Formenkreise mit einander verwandt sind. Denn je näher die Verwandtschaft ist, desto länger verläuft in der Regel auch die individuelle Entwicklung parallel. Der störende Einfluss der größeren oder geringeren Dottermasse soll hierbei natürlich eliminirt werden. Wenn es sich also darum handelt, die verwandtschaftlichen Beziehungen der großen Hauptzweige des Thierreiches auf diesem Wege festzustellen, so werden wir zu den allerersten Entwicklungsstadien, zur Eifurchung, Gastrulation und Keimblätterbildung zurückgehen müssen.

Auf diese Grundlage stützte sich GROBBEN (1908), als er die großen Thierkreise, nach Abtrennung der Protozoen und der Coelenteraten, in zwei Hauptgruppen theilte: die Protostomia und die Deuterostomia. Die erste Gruppe enthält diejenigen Formen, bei denen der Blastoporus direct zum Munde, oder, genauer ausgedrückt, zur Schlundpforte wird. Es sind dies die Anneliden und Mollusken nebst einer Anzahl kleinerer Gruppen, wie Turbellarien, Nemertinen, Nematoden, Rotiferen, Brachiopoden, Bryozoen. In die zweite Gruppe werden von GROBBEN die Echinodermen, Enteropneusten und Chordaten zusammengebracht, weil in diesen Gruppen der Blastoporus nicht zur Schlundpforte, sondern zum definitiven Anus wird, oder wenigstens Beziehungen zu ihm aufweist. Bei den Echinodermen wird er direct zum Anus, bei den Chordaten soll nach der jetzt ziemlich allgemein angenommenen Ansicht HERRWIG's der vordere Abschnitt des Blastoporusrestes zum Canalis neurentericus, der hintere dagegen zum Anus werden.

Die Stellung in diesem System ist den Chordaten also in Übereinstimmung mit den Versuchen neuerer Zeit angewiesen, eine Verwandtschaft derselben mit den Enteropneusten und mittels dieser wieder mit den Echinodermen zu begründen. Mit ebenso großer Überzeugung als BATESON (1886) diese Ansicht vertheidigt, wird indessen von SPENGEL (1893), ebenfalls einem der berufensten Beurtheiler, jegliche verwandtschaftliche Beziehung zwischen Chordaten und Balanoglossus in Abrede gestellt. Es lässt sich denn auch nicht verneinen, dass die von BATESON aufgestellten Homologien wenig überzeugend sind, und bloß das Fehlen jeglicher Anzeichen über den Ursprung der Chordaten hat wohl zu derartigen verzweifelten Versuchen Anlass geben können.

Ohne auf andere Theorien über die Ableitung der Chordaten von verschiedenen Evertebratengruppen näher einzugehen, will ich eine Lehre auseinandersetzen, welche einen ganz neuen Weg einschlägt. Ziemlich allgemein verbreitet ist die Meinung, dass der Vertebratenmund eine Neubildung darstellt, worauf denn auch die in der Ontogenese erst so spät erfolgende Bildung der Mundöffnung entschieden hindeutet. Lange Zeit hat man sich vergeblich bemüht, die Lage des alten Mundes, des Palaeostoma KUPFER's (1894), zu bestimmen; eine befriedigende Lösung hat sich noch immer nicht finden lassen. Dennoch lag es auf der Hand, hier an den Blastoporus, den Urmund, zu denken, der ja auch bei den Protostomiern zum Mageneingang wird. Die Grundlage meiner Theorie lässt sich nun in den folgenden Satz zusammenfassen: Die Chordaten sind von den Protostomia herzuleiten, indem das Stomodaeum der Letzteren zum Medullarrohr der Ersteren wurde und ein neuer Mund sich bildete. Mag diese Annahme auf den ersten Blick vielleicht einen etwas abenteuerlichen Eindruck machen, die nähere Prüfung wird ergeben, dass hier ein äußerst fruchtbarer Gedanke vorliegt, welcher viele, und zum Theil recht verschiedene Thatsachen, deren Bedeutung sonst dunkel bliebe, von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus in überraschend einfacher Weise zu erklären vermag.

Es war vielleicht ein Zufall, welcher mich zu diesem Gedanken führte. Beim Verfolgen der Entwicklung eines Protostomiers, *Littorina obtusata* (1912), drängte sich mir die Übereinstimmung auf, welche verschiedene Entwicklungsstadien desselben mit den nämlichen Stadien bei Ascidien zeigten. So in der Gestalt der Blastula. Diese ist bei beiden nicht rund, sondern abgeplattet, scheibenförmig, entspricht also dem Plakula-Typus BÜTSCHLI's, wie er sich auch bei manchen Nematoden und Lumbriciden findet. Auch die Gastrulation verläuft bei beiden in derselben Weise,



nämlich durch eine Einkrümmung der Plakula und Umwachsung des Entoderms von den Zellen der animalen Hälfte. Und bei beiden schließt sich der Blastoporus bis auf eine äußerst enge Öffnung, so eng, dass sogar ein Kern der anliegenden Zellen zu groß sein würde, um durch dieselbe passiren zu können.

Nach der Gastrulation offenbart sich nun bei *Littorina* eine vorübergehende Neigung zum Auswachsen nach vorn, und hieraus entsteht ein Stadium, welches eine auffallende Ähnlichkeit mit der ein wenig in die Länge gezogenen excentrischen Gastrula der Ascidien aufweist. Diese wahrscheinlich gänzlich zufällige Ähnlichkeit führte mich dazu, mir die Abbildungen VAN BENEDEN's und JULIN's noch einmal gut anzuschauen. Und dabei nun fiel es mir auf, wie von demselben um den Blastoporus gelegenen Zellenkranze, welcher nach VAN BENEDEN und JULIN (1884) bei den Ascidien das Medullarrohr liefert, bei *Littorina* das Stomodaeum gebildet wird. Dennoch betrachtete ich anfangs den Gedanken an eine Homologie dieser beiden Organe mit Misstrauen, zumal das Medullarrohr bei den Chordaten in einer Weise angelegt wird, welche nur wenig Ähnlichkeit mit der Bildung des Ösophagus der Protostomia aufweist. Auf der anderen Seite drängte sich mir aber doch immer wieder die große Übereinstimmung zwischen beiden Organen auf. Das Stomodaeum ein langes, englumiges, kleinzelliges, ectodermales Rohr, welches an dem einen Ende mit der Außenwelt, am anderen Ende mittels des engen Blastoporus mit der Magenöhle in Verbindung steht. Und das Medullarrohr: auch ein langes, englumiges, kleinzelliges, ectodermales Rohr, welches ebenfalls an dem einen Ende (mittels des Neuroporus) mit der Außenwelt, an dem anderen Ende mittels des engen Blastoporus (jetzt Canalis neurentericus) mit der Magenöhle in Verbindung steht. Das Stomodaeum ist mit kräftigen Wimpern bekleidet, welche einen Wasserstrom in den Magen treiben. Ebenso zeigt das Medullarrohr des *Amphioxus* eine Wimperbekleidung, deren Flimmerung von vorn nach hinten gerichtet ist (HATSCHKE 1882), und auch bei den höheren Chordaten (bei den Tunicaten ist das Lumen wohl zu eng) findet sich oft eine nach hinten gerichtete Wimperung im Innern. Die große Übereinstimmung lässt sich nicht von der Hand weisen. Wie wunderlich ist nicht die Thatsache, dass bei den Chordaten das centrale Nervensystem anfangs einen Verbindungsweg der Darmhöhle mit der Außenwelt darstellt, ebenso wie der Ösophagus der Protostomia im Anschluss an den Blastoporus entstanden und mit Wimpern bekleidet! Aber wie einfach gestaltet sich die Lösung dieses Räthsels, wenn wir in der That das Medullarrohr als den alten Ösophagus betrachten dürfen, welcher seine Function geändert

hat! Freilich, dieser Functionswechsel ist kein geringer, und das Aufgeben der alten, ursprünglichen Ingestionsöffnung zusammen mit dem nothwendig gewordenen Durchbruch eines neuen, secundären Mundes bildet eine tief eingreifende Veränderung im thierischen Organismus. Dennoch werden wir sehen, dass die Anwendung dieses Principis so manche Stützpunkte für die obige Annahme liefern wird, dass an ihrer Richtigkeit wohl nicht mehr gezweifelt werden kann.

Fragen wir uns aber zuerst einmal, wie denn wohl dieser große Übergang zu denken ist. An erster Stelle wollen wir dazu einmal überlegen, was denn eigentlich wohl die Natur und Bedeutung des Schlundes ist. Schon bei den Coelenteraten sehen wir ihn recht allgemein, und auch bei den Ctenophoren ist er stattlich entwickelt. Bei den Letzteren spielt er im Leben der ganz jungen Larve, deren Tentakel sich noch nicht genügend entwickelt haben, eine wichtige Rolle bei der Aufnahme von Nahrung, indem er sich bald unglaublich weit öffnet, dann wieder sich vollkommen zusammenzieht und schließt, so eine zuhappende Bewegung machend. Im frischen Plancton kann man die drolligen Thierchen so öfters beobachten. Nachher, wenn die Tentakel sich entwickelt haben, wird der Schlund zu einem längeren, ziemlich engen Rohr, beim erwachsenen Thier bekanntlich weniger zutreffend Magen genannt. Auch bei Mollusken, Anneliden und anderen Protostomiern fehlt das Stomodaeum nie. Es ist immer mit einer kräftigen Wimperbekleidung versehen, welche unaufhörlich einen kräftigen Wasserstrom in den Magen hinein treibt, was besonders bei den Larven und Embryonen immer deutlich ins Auge fällt.

Warum, so fragen wir, wird nicht der Blastoporus selbst, der seinen Namen Urmund doch wohl mit Recht trägt, direct zum Munde, warum wird vielmehr immer eine ectodermale Eingangspforte gebildet? Die Antwort liegt auf der Hand: die Zellen des Ectoderms besitzen die Fähigkeit der Perception, den Zellen des Entoderms geht dieselbe ab. Und von größter Bedeutung ist es für ein jedes Thier, zu percipiren, was es isst, zu untersuchen, was durch den Mund in den Magen gerät. Der Schlund ist also das erste Sinnesorgan gewesen, das Organ des Geschmacks. Daneben hatte er noch eine zweite Aufgabe: mittels seiner Wimperbekleidung trieb er die feinen Nahrungspartikelchen in den Magen. Ob nun die erste oder die zweite Function an erster Stelle die Entstehung des Stomodaeums veranlasst hat, was also die früheste Bedeutung desselben war, darüber lässt sich streiten. Ich möchte bloß darauf hinweisen, dass z. B. im Enddarm der Protostomier und im Kiemendarm und den Kiemengängen von *Oikopleura*

auch das Entoderm eine Wimperbekleidung aufweist, während mir keine Fälle bekannt sind, wo das Entoderm zur Perception von Sinnes-eindrücken befähigt wäre, so dass man aus diesem Grunde der Letzteren die bedeutendste Rolle zuschreiben möchte bei der phylogenetischen Entstehung des ectodermalen Ösophagus.

Das Stomodaeum hat also von vornherein eine Sinnesfunction, und sein Übergang in das Medullarrohr der Chordaten wird dadurch schon annehmbarer. Sehr nahe kam dem oben dargelegten Gedanken ZIEGLER (1908), als er über die ursprüngliche Bedeutung der Medullarplatte, im Speziellen bei *Amphioxus*, die folgenden Worte niederschrieb:

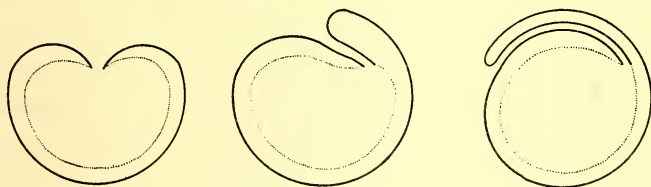
»Gehen wir von der Gastrula aus, so müssen wir annehmen, dass sie sich ursprünglich durch den Blastoporus ernährte. Die Medullarplatte wimperte ursprünglich die Nahrung nach dem Blastoporus hin und konnte dabei auch schon die Function eines Sinnesepithels besitzen. Als die Medullarplatte sich zum Medullarrohr umgestaltete, ging der Strom des Wassers durch den vorderen Neuroporus ein und gelangte durch den Canalis neurentericus in den Darm.« Und weiter, nachdem der Anus sich zum Ausströmen des Wassers gebildet hat: »Erst die folgende Stufe ist durch die Bildung der Kiemenspalten und des Mundes charakterisirt. Nun ging das Wasser durch den Mund und die Kiemenspalten ein, und der Canalis neurentericus wurde überflüssig. Infolge dessen obliterirte der Canalis neurentericus. So konnte das Medullarrohr, welches schon bisher zur Prüfung des Wassers und der Nahrungsbestandtheile ein Sinnesepithel enthielt, ein ausschließlich nervöses Organ, das Centralorgan des Nervensystems werden.«

Hier fehlte in der That nur noch ein einziger Schritt, und die Verbindungsbrücke zwischen Vertebraten und Evertrebraten wäre gelegt! Und noch einen Schritt weiter ist LAMEERE gegangen. Dieser leitet (1891) die Vertebraten von einer in die Länge gezogene Actinie ab, wie im nächsten Kapitel noch näher ausgeführt wird. Dabei lässt er das Medullarrohr in der folgenden Weise aus dem Actinienstomodäum hervorgehen (1905): »l'actinostome se ferme d'avant en arrière, de manière à se réduire au neuropore, l'actinopharynx se transformant en un tunnel, de sorte qu'en définitive, au lieu de communiquer avec l'extérieur sur toute sa longueur par une vaste ouverture, la cavité digestive est en relation avec le dehors par un long canal qui lui est superposé«. LAMEERE denkt sich also (1910) eine »fermeture presque complète de l'actinopharynx et sa transformation en rigole puis en canal ayant pu conduire les aliments microscopiques du neuropore à l'orifice neurentérique«. Sehr nahe kommt demnach



LAMEERE der von mir hier vorgetragenen Theorie, welche die Vertebraten nicht aus Actinien sondern aus Protostomiern, und zwar, wie sich zeigen wird, Anneliden, herleitet durch unmittelbaren Übergang des Stomodäums der letzteren in das Medullarrohr. Auch beim weiteren Ausarbeiten meiner Vertebratentheorie werden wir immer wieder finden, dass die Zeiten mehr als reif waren für die hier gegebene Lösung des alten Räthsels.

Den Übergang des Ösophagus der Protostomier in das Medullarrohr der Chordaten könnten wir uns so vorstellen, dass in einem trochophoren-ähnlichen Stadium irgend eines Protostomiers der Ösophagus sich besonders vorzeitig zu entwickeln anfing und schnell in die Länge wuchs, zu gleicher Zeit enger werdend. Wenn nun die Ectodermhülle des Embryos nicht allzu geräumig war, musste er von selbst neben den Urdarm zu liegen kommen, wie in dem Schema der Fig. 1 verdeutlicht wird. Es wäre in dieser Weise ein chordatenähnlicher Embryo zu Stande gekommen.

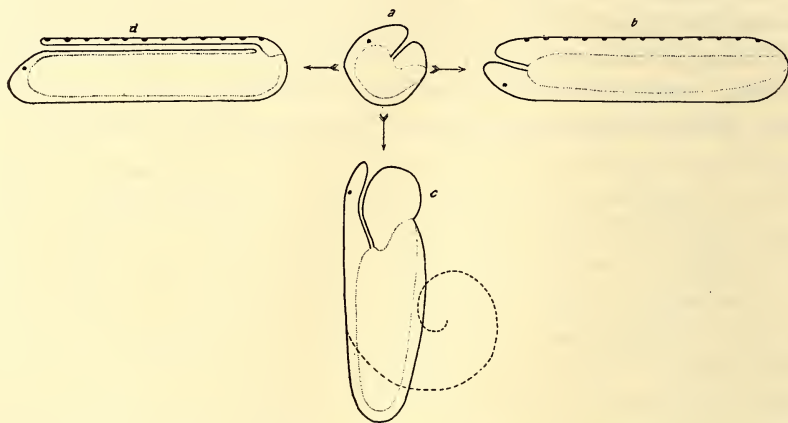


Textfig. 1.

Es bedarf keiner weiteren Ausführung, dass der Zustand, wobei die einzige Öffnung des Magens nach außen zu gleicher Zeit für die Zufuhr und für die Abführung des Wassers und der Nahrung diene, wie er sich noch heute bei den Coelenteraten erhalten hat, der ursprünglichste war. Mit dem Durchbrechen einer zweiten Öffnung war ein wichtiger Schritt vorwärts gemacht und offenbar die Möglichkeit zu einer weiteren Entwicklung des Thierstammbaumes in verschiedenen Bahnen gegeben. Einen Zweig, der schon sehr früh seinen eigenen Weg gegangen ist, bilden wohl ohne Zweifel die Deuterostomia, bei denen die zweite Öffnung zum Munde, der Urmund dagegen zum Anus wurde. Einen entgegengesetzten Weg schlugen die Protostomier ein, wobei die zweite Öffnung zum Anus wurde. Über die Frage, wie diese zweite Öffnung hier zustande kam, gehen die Ansichten auseinander. Während die Anhänger der Theorie SEDGWICK's (1884) die beiden Öffnungen aus den Enden des in die Länge gezogenen und in der Mitte verwachsenen Blastoporus hervorgehen lassen, betrachten andere Forscher den Anus als eine Neubildung. Ich kann nur sagen, dass in den wenigen Fällen,

wo ich selbst die Bildung der zweiten Öffnung beobachtet habe, wie bei *Oikopleura* und bei *Littorina*, dieselbe immer den Eindruck machte eines activen Auftretens des Entoderms, welches, ebenso wie bei den Deuterostomia, sich als eine schlauchförmige Darmausstülpung gegen das Ectoderm drängte und schließlich nach außen durchbrach. Übrigens wollen wir diese Frage aber vorläufig ruhen lassen.

Man kann jetzt in der Hauptsache 3 verschiedene Entwicklungsrichtungen unterscheiden. Gehen wir einmal aus von einem Stadium, wo eben der After gebildet ist, so ungefähr wie eine Trochophora. Der After liegt hier bekanntlich nicht etwa gegenüber dem Munde,



Textfig. 2.

*a* Trochophora, *b* Annelid (auf dem Rücken liegend), *c* Mollusk (die Einrollung der Schale des Mollusks sollte eigentlich exogastrisch angegeben sein), *d* Chordat.

am animalen Pole, sondern seitwärts, wie übrigens auch bei den Echinodermenlarven, bei den Deuterostomiern also, die beiden Öffnungen viel weniger als  $180^\circ$  von einander entfernt liegen. Aus der Trochophora entsteht jetzt das Annelid durch Auswachsen desjenigen Theiles des Körpers, welcher sich hinter dem Blastoporus, jetzt der Schlundpforte, befindet. In dieser Weise werden Mund und Anus möglichst weit von einander entfernt und finden sich schließlich an den entgegengesetzten Endpunkten des Körpers (Fig. 2 *b*).

Ein anderer Weg wird bei den meisten Mollusken eingeschlagen. Hier wächst der Körper nicht in die Länge, sondern in dorsaler Richtung aus (Fig. 2 *c*). Mund und Anus bleiben einander nahe; es entsteht ein hoher, dorsaler Eingeweidetasch, worin der Darmtractus mit der Leber U-förmig gebogen ist. Deutlich ist dies z. B. bei Cephalopoden, bei *Dentalium*,



während bei den meisten Gastropoden der dorsale Auswuchs spiralig aufgerollt ist.

An diese beiden Entwicklungsweisen schließt sich nun noch eine dritte Möglichkeit an: der Körper kann noch nach vorn auswachsen vom Blastoporus ab gerechnet. Das führt nun aber gleich zu einem Typus, welcher sich stark den Chordaten nähert, wie die Fig. 2 d lehrt.

Man könnte sich eine Übergangsform vorstellen, wobei der langgestreckte Ösophagus noch seine ursprüngliche Function behalten hätte. Mund und Anus lagen ebenso wie bei den Würmern an entgegengesetzten Enden des länglichen Körpers, aber mit der Mündung des Ösophagus und des Enddarmes in den Magen war das Umgekehrte der Fall: sie lagen einander unmittelbar nahe, ebenso wie bei den meisten Mollusken. Eine zweckmäßige Körpereinrichtung hatte dieser Prochordat also nun eben nicht, und es kann nicht Wunder nehmen, dass wichtige Veränderungen davon die Folge waren, von welchen der Functionswechsel des Schlundrohrs wohl die wunderlichste ist. Die Erklärung desselben ist jetzt aber nicht schwierig mehr, wie sich zeigen wird.

Die hypothetischen oben beschriebenen Prochordaten (ich will übrigens nicht behaupten, dass solche unpraktischen Thiere wirklich einmal in erwachsenem Zustande gelebt haben, obgleich die Möglichkeit keineswegs ausgeschlossen ist) hatten eine langgestreckte, wurmförmige Gestalt, und mit den Würmern hatten sie auch das segmentirte Mesoderm und . . . die Bauchganglienkette segmental angeordneter Ganglienpaare gemeinsam (über die Cerebralganglien weiter unten). Letztere streckte sich auch hier vom Munde bis zum Anus aus und lag gegen die Bauchwand (hier: Rückenwand), woraus sie entstanden war, und . . . in diesem Falle also über die ganze Länge gegen den Ösophagus, also zwischen Letzterem und der Bauchwand (Rückenwand der Chordaten).

Jetzt ist alles fertig für die große Umwandlung: der Ösophagus verbindet sich mit den Bauchganglien und wird zum Medullarrohr, während die Bauchganglien zu den Spinalganglien werden. Der Magen bildet sich eine neue Mundöffnung am Vorderende des Körpers, gegenüber dem Anus, was viel praktischer ist als der vorige Zustand, wo Ein- und Ausgang des Magens am einen Ende hart neben einander lagen.

So ist dann der erste Chordat entstanden. Das Durchbrechen des secundären Mundes, wie ich es bei *Oikopleura* beobachtet habe, machte auf mich genau denselben Eindruck wie das Durchbrechen des Afters bei *Littorina* und bei *Oikopleura* selbst. Auch hier actives Vordringen eines schlauchförmigen Fortsatzes des Entoderms gegen das Ectoderm und schließlich Durchbrechen nach außen. Ebenso ist es bei den höheren

Chordaten, wie denn auch die Meinung ziemlich allgemein verbreitet ist, dass der Chordatenmund eine Neubildung darstellt; allein den alten Mund hat man lange vergeblich gesucht, obgleich die Ontogenese hier doch eine sehr deutliche Sprache redet. Weiter unten hoffe ich noch näher an die Frage nach der Entstehung des neuen Mundes bei den Cranioten heranzutreten.

In Einklang mit meiner Theorie steht die Thatsache, dass bei allen Vertebraten, beim *Amphioxus*, bei Ascidienlarven<sup>1)</sup> und Appendicularien kein ectodermaler Schlund gefunden wird; derselbe ist gänzlich entodermal, ebenso wie der Darm. Dies würde nun aber zur Folge haben, dass die Chordaten eines wichtigen Sinnes, des Geschmacks entbehrten, wenn nicht in anderer Weise dafür vorgesehen wäre. Das ist nun in der That der Fall, denn jetzt erkennen wir erst recht die wichtige Bedeutung des Flimmertrichters der Tunicaten. Der Flimmertrichter ist ein Derivat des centralen Nervensystems — d. h. also des ehemaligen Ösophagus —, wie von KOWALEWSKY (1866) zuerst für die Ascidien, von mir selbst neu-lich (1912) ebenfalls für die Appendicularien festgestellt wurde. Und beim *Amphioxus* und den höheren Chordaten sehen wir secundär doch wieder eine seichte ectodermale Einbuchtung, die Mundbucht, auftreten, worin sich bei den Cranioten allmählich die bei den Fischen noch über die ganze Körperoberfläche in regelloser Anordnung verbreiteten Endknospen concentriren. Vielleicht ist die Hypophyse der höheren Chordaten noch ein Rest eines Geschmackorganes nach Art des Flimmertrichters der Tunicaten, welches beim Auftreten der Mundbucht seine Bedeutung verloren hat. Neuere Untersuchungen machen es immer mehr wahrscheinlich, dass wir es hier mit einem Sinnesorgan zu tun haben; nach DAMMERMAN (1910) z. B. sollte der Saccus vasculosus der Fische zur Prüfung der Sauerstoffconcentration des Wassers dienen. Experimentelle Untersuchungen fehlen freilich noch.

Wird bei den Protostomiern die zuerst entstandene, bei den Deuterostomiern die zweite Öffnung zum Munde, so wird bei den Chordaten die erste Öffnung, der Urmund, zum Canalis neurentericus, die zweite zum

<sup>1</sup> Zwar meinen VAN BENEDEN und JULIN, der Kiemendarm sei hier teils ecto-, teils entodermaler Herkunft, und KORSCHLT & HEIDER, dies für unwahrscheinlich haltend, glauben sogar annehmen zu dürfen, der ganze Kiemendarm sei ectodermaler Natur. Aus welchen Gründen freilich, ist nicht deutlich, denn beim *Amphioxus* ist er völlig entodermal. Seitdem ich gefunden habe, dass Letzteres auch bei den Appendicularien der Fall ist, kann wohl nicht mehr daran gezweifelt werden, dass auch bei den Ascidienlarven der Kiemendarm bis zum Munde entodermal ist, zumal auch die Beobachtungen über die Entstehung des Mundes darauf hindeuten.

After, die dritte aber erst zum definitiven Munde. Man soll daher die Vertebraten, von diesem Standpunkte betrachtet, als *Tritostomia* bezeichnen. Diese sind also von den *Protostomia* abzuleiten.

Wir haben jetzt noch ein Wort über den Übergang des ectodermalen Stomodaeums in das Medullarrohr zu sagen. Die Überlegung, dass das Stomodaeum schon von Anfang an eine Sinnesfunction, die des Geschmacks, hatte, hat uns schon einigermaßen mit dem Gedanken dieses eingreifenden Functionswechsels vertraut gemacht. Aber noch viel plausibler wird er, wo wir jetzt sehen, wie der Ösophagus in ganzer Länge gegen die Bauchganglienkette zu liegen kommt, ja, wahrscheinlich so dicht gegen dieselbe gedrängt wird, dass er das rechte und linke Ganglion jedes Paares von einander trennt. Die Commissur zwischen den beiden Ganglien kann nicht mehr gebildet werden, die Nervenfasern wachsen in den Ösophagus, der in das Nervensystem als Medullarrohr aufgenommen wird, während wir die Bauchganglien der Würmer in den Spinalganglien der Wirbelthiere erhalten finden.

Im Jahre 1886 lieferte Hrs den Nachweis, dass die dorsalwärts gerichteten Fortsätze der Zellen der Spinalganglien als Wurzelfasern in das Rückenmark eindringen, während die ventral gerichteten Fortsätze sich den motorischen Wurzelfasern beigesellen und zur Peripherie ziehen. Sie sind den segmentalen Nerven der Anneliden vergleichbar, entstehen wie diese aus den Ganglien. Während aber bei den Anneliden sämtliche Nerven, motorische so gut wie sensible, aus den Bauchganglien ihren Ursprung nehmen, bestehen die dorsalen Wurzeln bei den Vertebraten im Wesentlichen aus sensiblen Fasern, und die ventralen Wurzeln, welche als eine Neuerwerbung zu betrachten sind, haben hier die motorische Function übernommen. Dennoch fehlt es nicht an Angaben, wonach auch den hinteren Wurzeln eine motorische Wirkung nicht völlig abgeht, wie sich das auf Grund meiner Theorie auch erwarten ließe. So stellte STEINACH (1895) durch Versuche fest, dass beim Frosche die dorsalen Spinalnervenzwurzeln motorisch wirksame Fasern für die aus der Seitenplatte stammende, viscereale Musculatur führen, namentlich für die Darm- und die Harnblasenmusculatur. Wobei zwar gleich zu bemerken ist, dass er von diesem Befunde eine Erklärung giebt, wodurch die rein sensitive Natur der aus den Spinalganglien entspringenden Nervenfasern aufrecht erhalten wird. Es wurde nämlich von verschiedenen Forschern gezeigt, dass neben den aus den Spinalganglien entspringenden Nervenfasern auch noch solche anwesend sind, welche aus dem Mark in das Ganglion und durch dasselbe zur Peripherie verlaufen, ohne mit den Zellen des Ganglions in Verbindung zu treten. Diesen Fasern, welche also ihr



trophisches Centrum im Rückenmark und zwar angeblich in den Vorderhörnern haben, schreibt STEINACH die von ihm gefundenen motorischen Functionen der hinteren Spinalnervenzurkeln zu. Ob diese Annahme richtig ist, werden künftige Untersuchungen lehren müssen. Mit meiner Theorie würde eine motorische Function der aus den Spinalganglien stammenden Hinterwurzelfasern, besonders bei niederen Chordaten, ganz gut stimmen.

Jedenfalls sind auch die dorsalen Nerven des Hinterkopfes deutlich gemischten Charakters und zeigen hierin eine primitivere Natur als die Spinalnerven. Wir werden sehen, dass nach meiner Theorie auch in anderen Hinsichten der Hinterkopf ein primitiveres Verhalten zeigt als der übrige Körper.

Demnach gelange ich hinsichtlich der Spinalnerven zu einer Schlußfolgerung, welche genau übereinstimmt mit derjenigen, die schon 1878 FRANCIS BALFOUR, freilich aus Gründen, welche seitdem ihren Wert teilweise verloren haben, zog. In seiner Monographie über die Entwicklung der Selachier (1878) spricht er als seine Überzeugung aus, »that primitively the cranio-spinal nerves of Vertebrates were nerves of mixed function with one root only, and that root a dorsal one, and that the present anterior or ventral root is a secondary acquisition« (p. 193), eine Ansicht, welche merkwürdigerweise vollständig identisch ist mit derjenigen, zu welcher meine Theorie führt.

## II. Die Gastrulation der Chordaten.

Außer der einfachen Form der Gastrulation, die uns allein *Amphioxus* darbietet, lassen sich nach HERTWIG (1906) bei den übrigen Wirbelthieren 3 verschiedene Typen unterscheiden, der Amphibien-, der Selachier- und der Reptilientypus.

Bei den Amphibien lässt sich noch am deutlichsten die Invagination erkennen und zwar in einer Form, welche sich unschwer auf die Vorgänge beim *Amphioxus* zurückführen lässt. Es bildet sich durch totale Eifurchung eine inäquale Keimblase, deren vegetative Hälfte aus großen dotterreichen Zellen zusammengesetzt ist. Am Vorderrande dieses vegetativen Bezirks tritt eine halbmondförmig gekrümmte Furche oder Rinne auf, welche sich jederseits nach hinten verlängert und so eine Hufeisenform annimmt, um sich endlich zu einem Ringe um das Dotterfeld zu schließen. Der Außenrand dieser Rinne stellt den Rand des Blastoporus dar, welcher sich jetzt allmählich zusammenzieht, das Dotterfeld überwachsend. Der Verschluss erfolgt in excentrischer, caudalwärts gerichteter

Weise, indem der Vorderrand viel schneller fortschreitet als der Hinterrand. Eine kleine Öffnung bleibt übrig, welche zum *Canalis neurentericus* wird. Der excentrische Verschluss erfolgt nun nach ROUX (1888) und HERTWIG (1892) in der Weise, dass an der vorderen Blastoporuslippe eine mediane Verwachsung der linken und rechten Hälfte des Urmundrandes stattfindet. Durch diese Concreescenz des Urmundrandes entsteht die Rückengegend des Embryos, aus welcher sich Nervenrohr, Chorda und Ursegmente entwickeln.

Bei manchen, besonders dotterreichen Amphibieneiern findet ein Durchbruch des Urdarmes in die Keimblasenhöhle statt. Durch Unterwachsung der ectodermalen Keimblasendecke durch Dotterzellen erhält darauf die Keimblasenhöhle eine allseitige Bekleidung von Entodermzellen und wird in dieser Weise mit in den Urdarm aufgenommen. Bei den Amnioten bekommt dieser Vorgang nach HERTWIG eine immer höhere Bedeutung, während die Invagination ihm gegenüber völlig zurücktritt. Die Urdarmhöhle entsteht also hier größtentheils durch Delamination. Erst nachher findet noch eine gleichsam rudimentäre Invagination statt in der Gestalt einer englumigen Einstülpung, des »Mesodermsäckchens« der Reptilien und des »Chordacanal« der Säuger, deren Boden sich bald öffnet in die durch die delaminierten Zellen gebildete Höhle. Aus der Öffnung dieser Einstülpung geht nachher der *Canalis neurentericus* hervor, seine Wand liefert hauptsächlich die Chorda- und Mesodermzellen.

Bei dem dritten Typus, dem Selachiertypus, endlich tritt die Gastrulation ebenso wie beim Reptiliientypus schon auf, lange bevor die Keimscheibe sich über die ganze Eioberfläche ausgebreitet und das ganze Ei in Zellen zerlegt hat. Der Embryo kommt hier aber nicht, wie bei den Sauropsiden, in der Mitte, sondern am Rande der Keimscheibe zu liegen, ist also randständig.

Am einfachsten und deutlichsten sind also die Verhältnisse beim Amphibientypus. Weil er sich überdies recht gut an *Amphioxus* anschließt, werde ich mich hauptsächlich auf diese beiden beschränken. Niemand wird wohl daran zweifeln, dass die Verhältnisse bei den höheren Wirbeltieren in irgend einer Weise hierauf zurückzuführen sind. Weil aber über die Frage, wie das geschehen soll, zur Zeit noch wenig Klarheit herrscht, will ich die Gastrulation der Amnioten hier außer Betracht lassen.

Auch über die Deutung der Gastrulationsvorgänge bei *Amphioxus* und den Amphibien herrscht aber noch keineswegs Einigkeit. Die Auffassungen SCHULTZE's (1890) und ROUX' stehen einander hier schroff gegenüber. Die vordere Blastoporuslippe des Amphibieneies, welche nach ROUX und

HERTWIG dem Kopfende des Embryos entspricht, wird nach SCHULTZE zum Schwanzende. SCHULTZE leugnet die Wanderung dieser Lippe nach hinten über die vegetative Eihälfte, nach ihm bezeichnet sie einen festen Punkt der Eioberfläche und wird die vegetative Eihälfte durch einen gegen diesen Punkt gerichteten Einstülpungsvorgang und die Flächenausdehnung der animalen Hälfte in das Innere des Eies aufgenommen. Demgemäß entstände das Medullarrohr auf der oberen, animalen Hemisphäre.

Roux dagegen lässt im schärfsten Gegensatz zu SCHULTZE das Nervenrohr sich auf der ursprünglich unteren, vegetativen Hälfte des Eies bilden und begründet seine Ansicht durch verschiedenartige und scharfsinnig ausgeführte Experimente, namentlich durch Versuche mit Eiern in Zwangslage, durch Anstichversuche und drittens durch die von ihm zuerst als *Asyntaxia medullaris* beschriebene abnormale Entwicklung mit verzögertem Urmundverschluss. Dieser Auffassung hat sich HERTWIG angeschlossen.

Dagegen wurde die Auffassung SCHULTZE's von LWOFF (1894) verteidigt, der die Experimente Roux's und ihre Deutung einer Kritik unterzieht, welche zwar in Einzelheiten zutreffen mag, aber meines Erachtens im Ganzen ihren Wert doch keineswegs zu entkräften vermag.

Von LWOFF wird eine von der HERTWIG'schen stark abweichende Lehre über die Gastrulation und Keimblätterbildung der Chordaten vertreten. Bei *Amphioxus* findet nach ihm die Sonderung in Ecto- und Entoderm schon während der Furchung statt. Die Entodermzellen sind größer und dotterreicher. Bei der Gastrulation werden nicht nur die Entodermzellen eingestülpt, sondern auch ein Theil der Ectodermzellen, und zwar am vorderen Blastoporusrand, so dass das Dach der Urdarmhöhle von Ectodermzellen gebildet wird. Aus dieser »dorsalen Platte« gehen nachher die Chorda und das anliegende Mesoderm hervor, welche sonach »aus einer ectoblastogenen Anlage entstehen«. Die Gastrula von *Amphioxus* soll hiernach nicht der Gastrula niederer Thiere vergleichbar sein.

Ebenso verhält es sich nach LWOFF bei den höheren Wirbelthieren. Die Sonderung von Ecto- und Entoderm geschieht hier durch Delamination. Eine Invagination findet hier gar nicht mehr statt. Was bisher als solche betrachtet wurde, ist nichts anderes als das Einwuchern des ectodermalen Zellenmaterials für Chorda und Mesoderm, in Anschluss an die durch Delamination erfolgte Urdarmbildung.

Der große Unterschied zwischen HERTWIG's und LWOFF's Auffassung liegt also darin, dass dasjenige, was HERTWIG als einen Rest der Invagi-



nation betrachtet, von LWOFF für ein nachheriges Einwuchern von Ectodermzellen gehalten wird, und dass nach HERTWIG Chorda und Mesoderm vom Entoderm abgefaltet werden, nach LWOFF dagegen ectodermaler Herkunft sind.

Ich schließe mich KORSCHOLT & HEIDER (1910) an, die die letztere Anschauung für *Amphioxus* in keiner Weise durch die zu beobachtenden Thatsachen für gerechtfertigt halten. Warum könnten nicht im Gastrulastadium diejenigen Zellen des inneren Blattes, welche nachher das Mesoderm und die Chorda liefern werden, sich schon in derselben Weise von den übrigen, welche den Darmtractus bilden, unterscheiden wie im Blastulastadium die künftigen Ecto- und Entodermzellen von einander? Dass bei *Amphioxus* die Zellen am Urdarmdache, welche nachher Chorda und Mesoderm liefern, ein wenig (und wie wenig!) kleiner und weniger dotterreich sind als die übrigen Entodermzellen, das berechtigt noch nicht zu der Annahme, dass dieselben zum Ectoderm zu rechnen seien, und auf Grund dessen einen Gegensatz zwischen Vertebraten und Evertebraten in der Gastrulabildung zu postuliren. Mit KORSCHOLT & HEIDER betrachte ich daher die *Amphioxus*-Gastrula als eine »Gastrula pure et simple« und schließe mich ihnen völlig an, wenn sie schreiben: »Es liegen nicht genügende Ursachen vor, welche uns nöthigen würden, in diesen einfachen Einstülpungsprocess alles Mögliche hineinzugeheimnissen und Schwierigkeiten zu suchen, wo in Wirklichkeit keine vorliegen. Wenngleich der Gastrula von *Amphioxus* gewisse Eigenthümlichkeiten anhaften, so sind dieselben doch nicht so weitgehend, dass sie uns zwingen würden, an einer Homologie dieses zweischichtigen Keimes mit ähnlichen durch Invagination entstandenen Gastrulaformen vieler wirbellosen Thiere zu zweifeln«.

KEIBEL (1900) betrachtet die beiden von LWOFF unterschiedenen Vorgänge bei den Chordaten als zwei verschiedene Phasen der Gastrulation und stellt sich somit auf die Seite HERTWIG's, der diese Auffassung acceptirt. Bei der ersten Phase der Gastrulation wird die untere Keimschicht, das Entoderm, gebildet, aus dem der Darm hervorgeht, bei der zweiten die Chorda und das Mesoderm. Zuerst wurde diese Gastrulation in zwei Phasen eigentlich von HUBRECHT ausgedacht. Nachher änderte aber dieser seine Ansicht dahin, dass er mit LWOFF die zweite Phase nicht mehr als einen Theil der Gastrulation betrachtet, welche letztere somit bei den Cranioten immer und ausschließlich durch Delamination zu Stande komme. »Sobald der Blastoporus auftritt, der als RUSCONI'scher After eine Strecke weit um die Eioberfläche wandert, um schließlich vielfach in den definitiven Anus verwandelt zu werden, haben wir es nicht mehr

mit dem Gastrulationsprocess, sondern mit jenem der Bildung des metameren, bilateral-symmetrischen Rückens und der Chorda zu thun«. (HUBRECHT 1905.)

Die phylogenetische Bedeutung dieses auf die Gastrulation folgenden Vorganges erklärt HUBRECHT dann in der folgenden Weise. Ebenso wie SEDGWICK in seiner bekannten Hypothese über die Entstehung der segmentirten Thiere, geht auch HUBRECHT von »einem in die Länge gezogenen, wurmartigen Coelenteraten« aus. In Anschluss an den Blastoporus der Actinienlarve bildet sich das Stomodaeum aus, dessen Öffnung nach außen der definitive Mund ist. Dieser Mund zieht sich bei den Actinien zu einem Schlitz aus. SEDGWICK (1884) lässt nun die Ränder dieses schlitzförmigen Mundes mit einander verwachsen bis auf eine vordere Öffnung, welche zum Munde, und eine hintere, welche zum Anus der metamer segmentirten Thierformen wird. Einen von VAN BENEDEN geäußerten, aber nicht weiter verfolgten Gedanken aufnehmend wendet HUBRECHT diese Theorie auch auf die Vertebratenphylogenie an<sup>1)</sup>. Mit dem Auswachsen des Actinienmundes zu einem langen Schlitz und der von SEDGWICK gedachten Verlöthung der Ränder desselben vergleicht HUBRECHT das Auftreten der Primitivrinne bei den Amnioten, die Bildung der Rückenrinne der Anamnia. Im Anschluss an LWOFF will er für diesen Vorgang den Namen »Notogenese« einführen. Die Notogenese folgt also nach der Gastrulation. »Die noch mit dem Darm zusammenhängenden Cölomsäcke der Actinien sind wohl die Vorstufen der Somiten, der Nervenring auf der Mundscheibe jene des Rückenmarks, das Stomodaeum die Vorstufe der Chorda und der Mundschlitz der Actinie (nicht Urmund oder Blastoporus! [welcher zur Schlundpforte geworden ist, D.]), jene der Primitivrinne, welche mit der Chorda (resp. Actinienstomodaeum) in so enger Beziehung steht (HUBRECHT 1905).

Bezüglich der Anamnia, worauf wir uns hier beschränken wollen, sagt HUBRECHT (1902): »Bei Ichthyopsiden und Sauropsiden ist die Delamination, die Bildung zweier Keimblätter durch Abspaltung, leicht genug wahrzunehmen, ein Blastoporus fehlt aber. und der schließlich zum Porus sich zusammenziehende Umschlagsrand täuscht

<sup>1)</sup> Wobei freilich von HUBRECHT übersehen wurde, dass derselbe Gedanke schon drei Jahre vor VAN BENEDER von dessen Schüler LAMEERE (1891) ausgesprochen und ausgearbeitet worden war. Mit LAMEERE's Theorie stimmen HUBRECHT's phylogenetische Ansichten aufs Engste überein, nur betrachtet LAMEERE die Chorda dorsalis als eine entodermale Bildung, HUBRECHT als eine ectodermale (im Anschluss an LWOFF).

allerdings einen solchen vor, ist aber im Grunde der Sache nur der zeitweilige Vertreter irgend eines Theiles des Stomodäalschlitzes, von welchem der allerhinterste Abschnitt auch bereits bei Actinien den Anus repräsentirt«.

Mir will es scheinen, dass die früheren Ansichten HUBRECHT's über die Gastrulation in zwei Phasen richtiger waren als seine späteren, sich auf phylogenetische Erwägungen stützenden Anschauungen. Überhaupt wird die Theorie SEDGWICK's in keiner Weise von den embryonalen Entwicklungsvorgängen gestützt. Denn wäre sie richtig, so sollte doch in der Ontogenie der Ringelwürmer und Arthropoden ebensogut wie bei den Vertebraten eine Rücken-, oder in diesem Falle Bauchrinne auftreten, als Folge der Verwachsung der Ränder des Mundschlitzes, und Mund und Anus sollten in dieser Weise aus einer gemeinschaftlichen Öffnung entstehen, was keineswegs der Fall ist. Nur *Peripatus* kann hier von den Anhängern als Stütze ihrer Meinung angeführt werden, dieselbe Form, welche auch SEDGWICK selbst zum Aufstellen seiner Lehre veranlasste. Aber wenn die noch wenig geklärten ersten Entwicklungsvorgänge der Onychophoren von den Untersuchern richtig gedeutet sind, so nimmt *Peripatus* darin eine völlige Ausnahmestellung ein.

Damit ist nun freilich die Anwendung des SEDGWICK'schen Principis auf die Vertebraten im Sinne LAMEERE's und HUBRECHT's noch nicht verworfen. Aber es lässt sich nicht verneinen, dass die Grundlage, worauf diese sich stützt, nur sehr wenig fest ist. HERTWIG versucht die Vorgänge bei *Amphioxus*, den Ichthyopsiden, den Sauropsiden und den Säugethieren, welche ja auch in vergleichend-anatomischer Hinsicht eine aufsteigende Stufenreihe bilden, aus einander abzuleiten und zu erklären. HUBRECHT geht von einer Vergleichung der höchsten Vertebraten, der Säugethiere, mit den niedersten Metazoen, den Coelenteraten, aus und versucht die so gewonnenen Ansichten auch auf die Verhältnisse bei den niederen Chordaten anzuwenden, was desto schwieriger wird, je tiefer wir in die Reihe hinuntersteigen, während doch das Umgekehrte zu erwarten wäre. Übrigens gesteht HUBRECHT (1902) selbst: »Eine Lösung gebracht zu haben ist nicht im Entferntesten meine Illusion. Im Gegentheil, es thun sich nach allen Seiten neue Schwierigkeiten auf.« Ich würde mich recht freuen, wenn mein verehrter Landsmann in der von mir hier vertretenen Auffassung die Lösung dieser Schwierigkeiten erkennen dürfte.

Die verschiedenen Ansichten über die Gastrulation der Wirbelthiere lassen sich demnach in 2 Gruppen theilen. HERTWIG und KEIBEL nehmen an, dass die ursprüngliche, palingenetische Invagination in der Reihe der



Vertebraten allmählich von einer Delamination ersetzt wird, so dass sich bei der Gastrulation der Amnioten 2 Phasen erkennen lassen. LwOFF und HUBRECHT dagegen betrachten die zweite Phase, die oben gemeinte palingenetische Invagination, als einen Vorgang, welcher nicht mehr zur Gastrulation gehört und nichts mit ihr zu schaffen hat.

Meine Theorie führt mit sich eine Auffassung, welche sich der ersteren dieser beiden Ansichten am meisten nähert, ohne sich dieser jedoch völlig anzuschließen.

Die Gastrulation der Chordaten ist danach derjenigen der Protostomier völlig gleichwerthig. Der enge Urmund wird bei Letzteren zur Schlundpforte, bei den Ersteren zum Canalis neurentericus. Indessen lassen sich bei der Gastrulation der Acrania und der Ichthyopsiden, worauf wir uns ja hier beschränken wollen, doch gewisse Eigenthümlichkeiten anmerken, welche sich bei den Protostomiern nicht wiederfinden, namentlich der excentrische Verschluss des Blastoporus und die sich dabei an seinem vorderen Rande abspielenden Vorgänge, welche zur Bildung der Rücken- gegen den Embryos führen. Ich werde jetzt den Versuch machen, sie auf Grund meiner Vertebratentheorie zu erklären.

Der Übergang der Trochophora in den Wurm findet bekanntlich in der Weise statt, dass sich am hinteren Körperende, rings um den Anus, eine Wachsthumzone ausbildet, von welcher immer neue Segmente den vorhergehenden zugefügt werden. Wir haben hier ein terminales Wachsthum, die Ausbildung der Segmente findet von vorn nach hinten statt, der Wurm wächst nach hinten aus. Dieses Längenwachsthum setzt indess erst einige Zeit nach Beendigung der Gastrulation ein, so dass beide Vorgänge durch einen nicht unbedeutenden Zeitraum von einander getrennt sind.

Mittlerweile schwimmt die Larve als Trochophora umher, es bildet sich die Scheitplatte, der Wimperring, der Ösophagus und der Anus aus, ja oft noch mehrere Organe, wie Pigmentflecke, Statocysten, Kopfnieren. Dann erst setzt das Längenwachsthum ein.

Denken wir uns zuerst einmal, dass dies auch bei den Chordaten ursprünglich der Fall wäre, dass auch sie also ein Trochophora-ähnliches Stadium in ihrer Entwicklung durchliefen. Es setzt jetzt das Längenwachsthum ein, welches bei den Vertebraten große Übereinstimmung zeigt mit demjenigen der Ringelwürmer. Auch hier findet die Bildung neuer Ursegmente am hinteren Körperende statt und die Differenzirung der Organe erfolgt auch hier von vorn nach hinten.

Die Umwandlung des Trochophora-ähnlichen Stadiums in den Chordaten würde also große Übereinstimmung gezeigt haben mit dem Aus-

wachsen der Trochophora zum Wurm. Der wichtigste Unterschied zwischen beiden Vorgängen wäre bloß das starke Längenwachsthum des Ösophagus und die damit zusammenhängende caudale Verschiebung der Schlundpforte, jetzt Canalis neurentericus. Die Wachstumszone, in deren Bereich die Zellen sich nicht differenzieren, sondern immerfort in der Richtung nach vorn sich zu vermehren fortfahren, diese Wachstumszone, im Vergleich zu den Würmern ein wenig nach vorn verschoben, hat sich bei den Chordaten offenbar über die Ösophagusanlage ausgebreitet. Und während die Schlundpforte bei den Anneliden mit allen übrigen Theilen des Vorderkörpers während des Längenwachsthums sich immer mehr nach vorn schiebt, so wurde sie bei diesen hypothetischen Chordaten mit Trochophora-Entwicklung durch das Längenwachsthum des Ösophagus in entgegengesetzter Richtung ebenso schnell nach hinten geschoben, so dass sie immer am hinteren Körperende, hart vor dem Anus, blieb.

So würde es auch jetzt bei den Chordaten sein, wenn die Ontogenie völlig mit der Phylogenie übereinstimmte. Dem ist nun aber bekanntlich nicht so, die Chordaten durchlaufen in ihrer Entwicklung ebensowenig wie die Cephalopoden ein Trochophora-ähnliches Stadium mehr. Es hat eine zeitliche Verschiebung und ein Übereinandergreifen der verschiedenen Entwicklungsvorgänge stattgefunden. Das Längenwachsthum setzt schon ein vor der Ausbildung des Ösophagus (Medullarrohrs), ja, während die Gastrulation noch nicht einmal beendet ist, und diese zeitliche Verschiebung der Entwicklungsphasen führt zu den eigenthümlichen Vorgängen, welche zu so verschiedenen Deutungen Anlass gegeben haben.

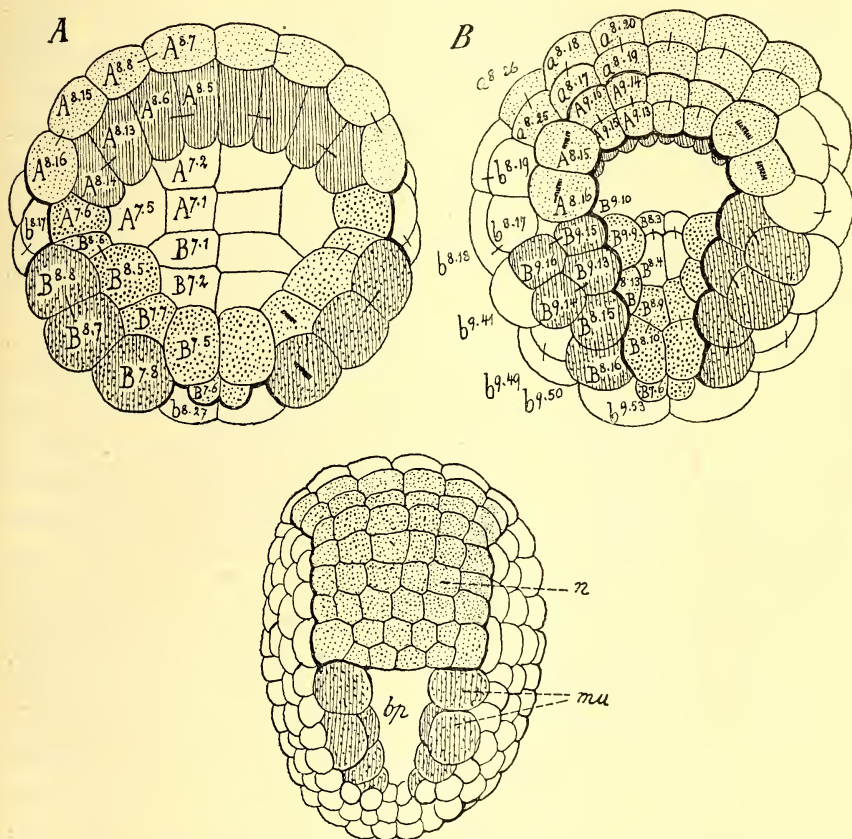
Betrachten wir einmal die Veränderungen, welche die oben aufgestellte hypothetische Entwicklung durch diese zeitlichen Verschiebungen erleidet. Bleibt auch das Endziel das gleiche, der Weg dahin ist ein wenig verschieden. Denken wir uns zuerst einmal, dass das Längenwachsthum einsetzt vor der Bildung des Ösophagus (Medullarrohrs), aber nach beendigter Gastrulation. Wir gehen also von einer ungefähr radiär symmetrischen Gastrula aus. Die Zellen, aus denen der Ösophagus hervorgehen wird, bilden einen Ring um den Blastoporus. Jetzt fängt das Längenwachsthum an. Die Neubildungszone haben wir auf der Rückseite dicht hinter und neben dem Blastoporus zu suchen, vor dem späteren Anus, der sich hier noch nicht gebildet hat. Sie umfasst indessen auch die Zellen der Ösophagusanlage, welche einen Ring um den engen Blastoporus bilden. Die Neubildung findet in der Richtung nach vorne statt, sowohl neues Entoderm als Ectoderm wird in dieser Richtung von der Neubildungszone geliefert. Selbstverständlich würde hierdurch der Blastoporus mit nach vorn rücken, wenn nicht auch den Zellen des Ösophagus-Ringes (oder

Nervenringes) das Bestreben zukäme, nach vorn auszuwachsen. Der Ösophagusring zieht sich infolge dessen nach vorn in die Länge und wächst hier aus zu einer länglichen Platte. Dieselben Vorgänge, welche wir bei der oben entworfenen Urchordatenentwicklung (mittels Trochophora) sich im Raume abspielen sahen, sind hier gleichsam auf eine Ebene, die Dorsalfläche des Embryos, projicirt. Diejenigen Zellen, welche beim ersten Entwicklungsmodus die dorsale Körperwand bildeten (vergl. Fig. 2, p. 654), über dem Blastoporus (Canalis neurentericus) sich nach vorn bewegend (man kann auch sagen: der Blastoporus bewegt sich unter der dorsalen Körperwand nach hinten), schieben sich jetzt auf den beiden Seiten des Blastoporus und an demselben vorüber nach vorn (man kann auch sagen: der Blastoporus schiebt sich an ihnen vorüber nach hinten). Sie gelangen so auf den beiden Seiten der Nervenplatte vor den Blastoporus, um sich erst nachher, wenn sich das Medullarrohr gebildet hat, über dem Letzteren in der Mitte vereinigen zu können. Dass eine derartige rostrade Zellenverschiebung auf den beiden Seiten des Blastoporus thatsächlich stattfindet, wird durch einen Versuch ASSHETON'S (1905) an einem Froschei dargethan, wobei eine Borste hinter dem sich zusammenziehenden Blastoporus, ein wenig seitlich von der Medianlinie inserirt wurde. Die Borste wurde über diese Seite nach vorn geschoben und beim Auftreten des Anus vor und dorsal vom letzteren wiedergefunden. Es sind dies die Zellen, die bei den Ringelwürmern, welche natürlich umgekehrt zu orientiren sind, die Bauchfläche bilden. Bei den Ringelwürmern gehen daraus die Bauchganglien, bei den Vertebraten die Spinalganglien hervor.

Auf den beiden Seiten des Blastoporus zieht also eine Strömung von Zellen nach vorn, anders gesagt, wenn man diese Zellen als in Ruhe betrachtet, der Blastoporus selbst bewegt sich beständig nach hinten, indem er sich einen Weg durch die von der Wachstumszone neugebildeten embryonalen Gewebe bahnt. So bleibt er immer am hinteren Ende des nach hinten auswachsenden Körpers. Es ist das dieselbe caudale Verschiebung, welche wir die Schlundpforte im Schema 2 *b* müssen ausführen lassen, um zum Canalis neurentericus des Schemas 2 *d* zu werden. Das Auswachsen des Nervenringes zu einer länglichen Platte vor dem Blastoporus lässt sich bei den Ascidien schön verfolgen. So giebt z. B. CONKLIN (1905) in seiner bemerkenswerthen Arbeit über die Eifurchung von *Ciona* an, dass bei noch weit geöffnetem Blastoporus die Anlage der Nervenplatte wie ein Halbmond den vorderen Rand desselben bildet, und nach CASTLE (1896) und VAN BENEDEN & JULIN (1884) soll dieselbe sich noch weiter nach hinten erstrecken, vielleicht sogar einen



vollständigen Ring bilden. Aus den Abbildungen CONKLIN's lässt sich dann weiterhin schön verfolgen, wie dieser Halbmond durch bestimmt gerichtete Zelltheilungen und Zellverschiebungen in eine vor dem Blastoporus liegende längliche Zellenplatte sich umwandelt, und es ist



Textfig. 3 A, B, C.

Drei Entwicklungsstadien von *Cynthia partita* (nach CONKLIN, aus KORSCHULT & HEIDER 1910, Figg. 311, 313, 317). — Neuralplatte fein punktiert. Die grob punktierten, gestrichelten und punktiert-gestrichelten Zellen bilden die Mesenchym-, Chorda- und Muskulanlage.

eben diese Umwandlung, welche ein Vorwachsen der dorsalen Urmundlippe bedingt, worauf CONKLIN das Hauptgewicht legt bezüglich des excentrischen Verschlusses des Blastoporus, was wichtig ist im Hinblick auf das jetzt Folgende.

Wir haben bisher die Annahme gemacht, dass das Längenwachsthum einsetze nach Beendigung der Gastrulation. Der Verschluss des Urmundes

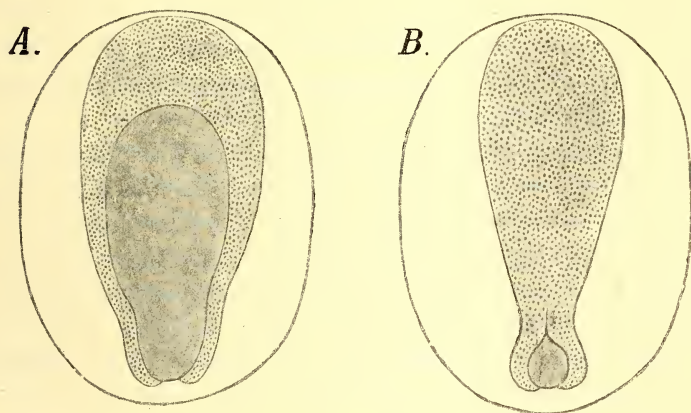
ist in concentrischer Weise erfolgt, und jetzt fängt seine Wanderung nach hinten an, welche bedingt wird durch die Bildung der in die Länge gezogenen Nervenplatte aus der anfangs ringförmigen Anlage. In Wirklichkeit aber fängt das Längenwachsthum schon während der Gastrulation an: der Blastoporus tritt seine Reise nach hinten schon an, während der Verschluss noch im Gange ist. Die Folge der Combination dieser beiden Vorgänge: des concentrischen Verschlusses und der Wanderung nach hinten, ist nun eben der excentrische, nach hinten gerichtete Verschluss. Der excentrische Verschluss des Urmundes bei den Wirbelthieren ist also in letzter Instanz die Folge der Ausbildung der in die Länge gezogenen Nervenplatte aus der anfangs ringförmigen Anlage, und diese ist phylogenetisch wieder zurückzuführen auf das starke Längenwachsthum des Ösophagus bei den Urchordaten mit Trochophora-Entwicklung.

Eine hübsche Übersicht und eine ausführliche Besprechung der Gastrulation und Keimblattbildung beim *Amphioxus* und den Ascidien geben KORSCHOLT & HEIDER (1910) im Abschnitt »Keimblätterbildung« ihres Lehrbuchs. Die Ansichten, zu denen sie bezüglich der Anlage der Nervenplatte gelangen, stehen in vollem Einklang mit meinen obigen Ausführungen. Bei weit geöffnetem Blastoporus bildet nach ihnen beim *Amphioxus* die Anlage der Nervenplatte, ebenso wie bei den Ascidien, einen ringförmigen Rand um denselben, wie es die Fig. 4 A angiebt. Ob dieser Ring am hinteren Rande geschlossen ist, lassen sie derzeit noch unentschieden. Am vorderen Rande dagegen nehmen sie eine Verdickung desselben an. Nach meiner Auffassung stellt also die schematische Fig. 4 A, wozu sie in dieser Weise gelangen, ein Stadium dar, worin das Längenwachsthum des Embryos (vergl. den äußeren Umriss des Embryos!) und zugleich die caudale Wanderung des Blastoporus und das rostrale Auswachsen des Nervenringes schon angefangen haben. Ein bedeutend weiter vorgeschrittenes Stadium stellt die Fig. 4 B dar. Beide Figuren passen vollkommen zu meinem Schema.

Combiniren wir nun die Ansicht KORSCHOLT & HEIDER's, wonach die Anlage der Nervenplatte ursprünglich ringförmig den Blastoporus umgiebt (welche übrigens für die Chordaten im Allgemeinen von HERTWIG schon in seiner Urmundtheorie geäußert wurde), mit der oben erwähnten Annahme ZIEGLER's, wonach dieselbe ursprünglich die Nahrung nach dem Blastoporus hinwimperte und zur Prüfung des Wassers und der Nahrungsbestandtheile die Function eines Sinnesepithels besaß, so sehen wir, wie sehr sich der in diesem Aufsätze vorgetragenen Lehre von der Homologie des Medullarrohrs der Chordaten

und des Stomodaeums der Protostomier die Anschauungen anderer Forscher schon genähert haben.

Das Auswachsen in der Richtung nach vorn der anfangs ringförmigen Nervenplattenanlage braucht nicht nothwendig mit der Verwachsung der vorderen seitlichen Urmundlippen zu einer medianen Raphe, der Rückenrinne, verknüpft zu sein. In der That geht aus den Angaben und Abbildungen der Untersucher auf dem Gebiete der Ascidienentwicklung hervor, dass eine solche sich bei den Ascidien nicht findet. Und auch beim *Amphioxus* lässt sich nichts davon bemerken, wenn hier auch bis



Textfig. 4 A, B.

Schematische Darstellung der Vorstellung KORSCHULT & HEIDER's (1910 Fig. 301) von der Ausdehnung der Medullarplattenanlage am Urmundsrande von *Amphioxus*; A bei geöffnetem, B bei zusammengezogenem Blastoporus. Anlage der Medullarplatte punktiert. (Dem Schema B liegt die m. E. unbegründete Annahme zu Grunde, dass der Urmund vorn durch Conereszenz der seitlichen Ränder verschlossen wird.)

jetzt aus rein theoretischen Gründen und nach dem Beispiele HATSCHKE's (1882) oft eine solche mediane Verlöthung der Lippen am vorderen Rande angenommen wird. Die beobachteten Thatfachen liefern aber keinen einzigen Grund für diese Annahme. Als ein solcher Grund wäre es z. B. zu betrachten, wenn der sich schließende Blastoporus median am Vorderende schlitzförmig ausgezogen wäre (wie, ohne Grund, in Fig. 4 B angegeben) oder wenn sich auf Querschnitten vor dem Blastoporus in der Mitte des Urdarmdaches ein Zusammenhang des inneren und des äußeren Keimblattes nachweisen ließe. Beim *Amphioxus* ist davon aber nicht die Rede, weder HATSCHKE noch die zahlreichen späteren Untersucher haben etwas Derartiges finden können.



Bei den Amphibien dagegen ist eine mediane Verlöthung der seitlichen Urmundlippen am vorderen Rande des Blastoporus nicht ausgeschlossen, hier lässt sich in der That ein Zusammenhang des inneren und des äußeren Keimblattes am Urdarmdache vor dem Blastoporus nachweisen. Ob aber die ganze Rückengegend des Embryos in dieser Weise entsteht und nicht der vordere Abschnitt in einer mit den Vorgängen bei *Amphioxus* und den Ascidien übereinstimmenden Weise, scheint mir noch nicht so gewiss. Namentlich scheint mir die Meinung Lwoff's begründet, dass die Rückenrinne nicht als eine solche Verwachsungsnaht zu betrachten ist: hart vor dem Blastoporus, wo eben auf Querschnitten dorsal ein medianer Zusammenhang von Ecto- und Entoderm sichtbar ist, fehlt sie, und weiter nach vorn, wo sie vorhanden ist, fehlt der Zusammenhang von Ecto- und Entoderm. Auch tritt sie erst auf nach erfolgtem Verschluss des anfänglichen weiten Blastoporus.

Die Ansicht, dass die ganze Rückengegend der Vertebraten durch eine Verwachsung der Urmundlippen entsteht, wird bekanntlich von HERTWIG in seiner Urmundtheorie vertreten. HERTWIG kommt auf Grund seiner Studien über die *Spina bifida* (1892) zu dem folgenden Ergebnis:

»Was man auf einzelnen Stadien als Urmund bezeichnet, ist nicht ein und dasselbe unverändert gebliebene Organ; es sind nur verschiedene Strecken eines sich durch Wachsthum am hinteren Ende in demselben Maße ergänzenden und erneuernden Organs, als es nach vorn durch Verwachsung und Organdifferenzirung aufgebraucht wird. Die einzelnen Entwicklungsstufen eines Wirbelthierkeimes zeigen uns immer nur einen kleinen, der jeweiligen Stufe entsprechenden Abschnitt des Urmundes geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesamtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle die Stellen, wo vom Beginn der ersten Einstülpung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Ist dies geschehen, dann dehnt sich der Urmund weit vorn in der Kopfgegend an einer Stelle beginnend, die sich zur Zeit in ihrer Lage zu den entwickelten Organen nicht genauer bestimmen lässt, bis zum After aus, geht also fast in ganzer Länge durch die spätere Rückengegend des Embryos hindurch.«

Durch geeignete Eingriffe in frühen Entwicklungsstadien gelang es HERTWIG den normalen Verschluss des Urmundes zu verhindern und für längere Zeit eine künstliche Urmundspalte zu erzeugen. Die Öffnung, welche zum *Canalis neurentericus* wird, nennt HERTWIG gewöhnlich den Rest des Urmundes.

Ogleich die Auffassung des Blastoporus bei den Wirbelthieren, welche aus meiner Theorie folgt, den Ansichten HERTWIG's näher steht als den-

jenigen LWOFF's und HUBRECHT's, so decken die beiden sich doch keineswegs vollständig. Denn wenn bei den Protostomiern die sehr enge Öffnung, welche durch die concentrische Verringerung des Urmundes im Laufe des Gastrulationsvorganges schließlich nach beendigter Gastrulation übrig bleibt und welche nachher zur Schlundpforte wird, als der definitive Blastoporus der Gastrula aufzufassen ist, so soll man auch diejenige enge Öffnung, welche bei den Chordaten nach dem jetzt excentrischen Verschluss des anfänglich weiten Blastoporus übrig bleibt und welche jetzt zum Canalis neurentericus wird, nicht als den Rest oder einen Theil des Urmundes, sondern als den definitiven Urmund bezeichnen. Ist doch der Urmund die Öffnung des Urdarmes nach beendigter Gastrulation; und wenn man mit HERTWIG den nach ihm rinnenförmigen Urmundverschluss als zur Gastrulation gehörig betrachtet, so soll man auch in der engen Öffnung, welche schließlich übrig bleibt und den Canalis neurentericus bildet, den definitiven Blastoporus sehen. Betrachtet man dagegen, wie es HERTWIG in seiner Definition angiebt, die ganze Rückenrinne als den Urmund, dessen Ränder mit einander verschmolzen sind, so soll man auch diese Verschmelzung der Ränder als einen Vorgang, der nicht mehr zur Gastrulation gehört, auffassen, wie es LWOFF und HUBRECHT gethan haben. Der Unterschied zwischen HERTWIG's und meiner Auffassung des Blastoporus der Chordaten ist indessen kein unüberbrückbarer, denn was ich als den definitiven Blastoporus betrachte, nennt auch HERTWIG oft Urmund. Nur hat er nach meiner Ansicht bei seiner Definition den Unterschied zwischen dem anfänglichen weiten und dem daraus hervorgehenden definitiven, engen Blastoporus nicht genügend gewürdigt.

Was die Amnioten anbelangt, so will ich mich hier beschränken, darauf hinzuweisen, dass eine caudale Verschiebung des Blastoporus hier besonders schön sich beobachten lässt, ohne weiter auf die noch wenig klaren Vorgänge der Gastrulation einzugehen. Vielleicht wird meine Theorie zur Klärung dieser Verhältnisse beitragen können, wenn die Untersucher auf diesem Gebiete sie einmal auf ihre Befunde anzuwenden versuchen.

Eine schwierige Frage bleibt im Anschluss an die Besprechung der Gastrulation noch zu erledigen übrig. Ist der After der Chordaten, der Tritostomia, demjenigen der Protostomia homolog? Nach dem Schema der Fig. 1 wäre das wohl zu erwarten. Bei den Protostomiern entsteht nun der Anus in der Regel dadurch, dass der entodermale Enddarm sich gegen das Ectoderm legt und eine Öffnung nach außen bekommt. Als eine vom Blastoporus unabhängige Neubildung also. Ist das ebenso der

Fall bei den Chordaten? Die jetzt herrschenden Ansichten neigen zu einer anderen Auffassung und sehen im Chordatenanus ein Derivat des Blastoporus, daher die Chordaten von GROBBEN zu den Deuterostomia gestellt werden. Der vordere Abschnitt des definitiven Blastoporus soll dann den Canalis neurentericus, der hintere den After liefern.

Man hat nach diesem Schema die Befunde bei allen Chordaten zu deuten versucht, obgleich in den weitaus meisten Fällen von einem directen Übergang der hinteren Blastoporushälfte in den Anus nicht die Rede ist, letzterer sich vielmehr erst sehr spät im embryonalen Leben bildet durch Zerreißung der sie verschließenden Aftermembran, die bei allen Wirbelthierklassen sich findet. Nur bei *Petromyzon* soll nach GOETTE (1890) und KUPFFER (1890) der Urmund direct ganz in den After übergehen. Da die Medullarrinne den Blastoporus nicht erreicht, bildet sich auch kein Ductus neurentericus aus. Freilich ein sehr abweichendes Verhalten, völlig im Widerspruch mit den Befunden an anderen Chordaten. Nachprüfung wäre sehr erwünscht!

Auch bei *Alytes* soll nach GASSER (1882) »der ursprünglich angelegte Blastoporus direct zum bleibenden After des Thieres« werden. Bei den übrigen Anuren und allen übrigen Amphibien, Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren findet sich ohne Ausnahme die Aftermembran bis spät ins embryonale Leben.

Diese Aftermembran ist aus zwei einfachen Zellenlagen zusammengesetzt, einer ectodermalen und einer entodermalen. Darmblatt und Hautblatt liegen also hart an einander und zeigen beide eine starke Verdünnung an dieser Stelle, während das in der Umgebung sie trennende Mesoderm zur Seite gedrängt ist. Der After entsteht nachher, indem in der Mitte der epithelialen Verschlussmembran die Zellen auseinanderweichen. Diese Aftermembran wird nun allgemein als eine secundäre Bildung aufgefasst: die hintere Hälfte des Blastoporus, durch das Auftreten der Schwanzknospe von der vorderen Hälfte getrennt, wird durch diese Membran vorübergehend verschlossen. Doch möchte ich die Frage aufwerfen, ob wir es in der Aftermembran nicht etwa mit einer primären Bildung zu thun haben, einer verdünnten Stelle der Körperwand und des Darmblattes, als erster, freilich sehr früh auftretender Andeutung des Durchbruches des Anus. Da würde sich die alte Auffassung als die richtige ergeben, welche im After ebenso wie bei den Protostomiern eine Neubildung sah, zwar, wie es meine Theorie über die Herleitung der Chordaten von Protostomiern auch fordert, in unmittelbarer Nähe des Blastoporus, aber dennoch unabhängig von demselben, wenigstens ebenso unabhängig wie die vor dem Canalis



neurentericus befindlichen Körperpartien, an deren Stelle einmal auch Blastoporus war, bevor derselbe sich zum engen Canalis neurentericus verringert hatte. »Eine durchgängige Öffnung ist meist an Durchschnitten durch die Aftergegend nicht zu finden« sagt HERTWIG vom Frosche.

Bei *Oikopleura* (DELSMAN 1910) stellt der After eine Neubildung dar, welche nichts mit dem Blastoporus zu schaffen hat, sondern in derselben Weise entsteht, wie es bei den Protostomiern der Fall ist. Ebenso bildet sich der After der Ascidienlarven als eine neue Öffnung, und auch bei *Amphioxus* spricht HATSCHEK von einem Durchbruch des Afters.

Mich würde es nicht wundern, wenn weitere genaue Untersuchungen darthäten, dass auch bei den Cranioten die Beziehungen des Anus zum Blastoporus nur scheinbare sind, verursacht durch den so sehr verspäteten Verschluss des Letzteren. Hierauf deutet z. B. die nie fehlende Ausbildung der Afterrinne auch bei solchen Embryonen, welche bei HERTWIG's Versuchen über die Spina bifida die Hemmungsmißbildung der »totalen Urmundspalte« zeigen, hin. Und ebenso das Folgende: »An den Urmundlippen stehen äußeres und inneres Keimblatt nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit einander, sondern sind durch das mittlere Keimblatt getrennt, welches hier seinen Ursprung nimmt. Am After dagegen gehen Ectoderm und Entoderm unmittelbar in einander über, während das Mittelblatt von beiden getrennt ist und eine der Afteröffnung entsprechend große Durchbrechung besitzt.« Auch bei den Protostomiern findet es sich, dass die Enddarmanlage zuerst das Mesoderm durchbricht (wie ich es z. B. bei *Littorina* beobachtete), um sich mit seiner Spitze gegen das Ectoderm legen zu können.

### III. Cephalogenese der Vertebraten.

Wir können uns jetzt die Frage vorlegen: Wenn die Tritostomia aus den Protostomia abzuleiten sind in der Weise, wie es das Schema der Fig. 2 angiebt, bilden sie dann einen ebenso alten Zweig als die Anneliden oder Mollusken, vollkommen unabhängig von denselben entwickelt, oder müssen wir sie aus einem dieser beiden Thierstämme ableiten? Im letzteren Falle kämen wohl zuerst die Anneliden in Betracht, welche schon mehrfach als die muthmaßlichen Vorfahren der Chordaten bezeichnet worden sind und mit deren Bauchganglien die Spinalganglien der Vertebraten eine unverkennbare Ähnlichkeit darbieten.

Nehmen wir an, dass die Chordaten sich völlig unabhängig von den Anneliden entwickelt haben, so folgt daraus, dass auch die Metamerie in

beiden Stämmen selbständig aufgetreten ist, etwa in Folge der langgestreckten Körpergestalt. Wir könnten dann in den Ascidienlarven und Appendicularien die niederste Stufe der Wirbelthierentwicklung erblicken, wie das nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von KOWALEWSKY (1866) und vor der Annelidenhypothese DOHRN's und SEMPER's (1875) ziemlich allgemein, u. A. von DARWIN, HAECKEL, GEGENBAUR, gethan wurde, und welche Ansicht noch seitdem von BROOKS (1893) vertheidigt wurde. *Amphioxus* stellte dann schon eine höhere Stufe dar, indem hier die Metamerie aufgetreten wäre.

Nehmen wir an, dass die Chordaten von den Anneliden abzuleiten sind, so kommen wir auf das Gebiet einer alten Hypothese, welche sich stützt auf manche Übereinstimmungen im Bau der beiden Thierstämme, wenn wir uns bloß vorstellen, dass die Bauchseite der Würmer zur Rückenseite der Chordaten und die Rückenseite der Würmer zur Bauchseite der Chordaten geworden ist. Obgleich sie eine andere Betrachtungsweise des centralen Nervensystems der Chordaten hatten und dasselbe demjenigen der Würmer homolog setzten, so wurde von den älteren Untersuchern, welche die Chordaten von den Anneliden ableiten wollten, doch schon mehrmals ausgesprochen, dass die Ersteren gleichsam Anneliden sind, welche auf dem Rücken zu schwimmen und laufen angefangen. Schon von GEOFFROY ST. HILAIRE wurde eine derartige Ansicht bei einer Vergleichung der Vertebraten mit den Insekten geäußert. Und ebenso nahmen es DOHRN und SEMPER an, als sie unabhängig von einander in demselben Jahre 1875 ihre Annelidentheorie aufstellten, welche, bis in die neueste Zeit, viele Anhänger und Vertheidiger gefunden hat, wie BALFOUR (1876), BEARD (1888), EISIG (1887, 1898), MEYER (1887), MINOT (1897), PERRIER (1898).

Bei allen Vorzügen, welche diese Theorie bot, blieb doch immer eine große Schwierigkeit die Ableitung des Kopfes der Vertebraten von demjenigen der Würmer. Die gewöhnliche Auffassung war, dass der Annelidenmund verschwand, die Cerebralganglien und der Schlundring zum Gehirn wurden, und ein neuer Mund sich darunter bildete, nach DOHRN durch Verschmelzung zweier Kiemenspalten. BEARD (1888) ließ die Cerebralganglien verloren gehen und fand in der Hypophysis den Rest des alten Mundes. MINOT (1897) fand noch einen anderen Weg: die beiden Cerebralganglien, welche gesondert entstehen, haben sich nicht durch eine Commissur vereinigt. Sie sind getrennt geblieben — so dass der Schlundring vorn offen blieb — und mit den Connectiven, welche sie mit der Bauchganglienkette verbinden, zu den primären Augenblasen und ihren Stielen, also zu den Augen und Augennerven geworden, während die vorderen

Ganglien der Bauchganglienkette das Gehirn lieferten. Auch er betrachtete indessen den Vertebratenmund als eine Neubildung und fand mit KUPFFER (1894) das Palaeostoma wieder in der gemeinschaftlichen Einstülpung, woraus bei den Cyclostomen Geruchsorgan und Hypophyse ihren Ursprung nehmen. Auch nach dieser Hypothese hat indessen die Aussage MINOT's: ... »il n'a été proposé aucune hypothèse ayant rapport à l'évolution de la tête du Vertébré aux dépens du type Annélide qui ne puisse encourir des objections insurmontables ...« seine Gültigkeit noch nicht verloren.

Wird vielleicht meine Theorie im Stande sein, eine Lösung dieses Problems zu bringen, wenn wir annehmen, dass die Anneliden die Vorfahren der Chordaten darstellen, oder werden wir die Letzteren als einen unabhängigen Zweig betrachten müssen aus denselben Wurzeln, woraus auch die Anneliden und Mollusken entsprossen sind, und mit Ascidien und *Amphioxus* an seiner Basis?

Die Entscheidung in diesem Dilemma wird uns eine Betrachtung der beiden Sinnesorgane des Gesichts und der Schalleitung erbringen. Stellen wir uns auf den Standpunkt der zweiten Annahme, wonach der Vertebratenstamm sich unabhängig von und parallel dem Annelidenstamm entwickelt habe, so können wir in den betreffenden Organen der Ascidienlarven und des *Amphioxus* die Vorstufe sehen des Auges und des Ohres der Vertebraten. Nun haben bekanntlich die Organe der Lichtperception bei *Amphioxus* und den Ascidienlarven die Eigenthümlichkeit mit denjenigen der Vertebraten gemeinsam, dass auch sie vom centralen Nervensystem erzeugt werden. Von jeher hat es Erstaunen erregt, dass die erste Anlage des Vertebratenauges, die Anlage der Augenblase, an einer Stelle erfolgt, zu der das Licht, welches es percipiren soll, nicht durchzudringen vermag. In den Gehirnbläschen besitzen nun die Ascidienlarven ein mit einer Linse ausgestattetes Äuglein, während beim *Amphioxus* daselbst ein medianes Pigmentfleckchen sich findet. Übergänge zwischen diesen äußerst einfachen Bildungen und dem so äußerst complicirten Vertebratenauge, an dessen Aufbau sich außer der Hirnwand noch das Ecto- und das Mesoderm betheiligen und welches überdies nach einem grundsätzlich verschiedenen Princip gebaut ist, fehlen jedoch völlig. »Fertig, wie Athene aus dem Haupte des Zeus«, sagt FRORIEP (1906), »tritt das Vertebratenauge in die Erscheinung«, und von den offenbar mehr wenig rückgebildeten Augen der Cyclostomen angefangen zeigt in der Reihe der Cranioten kein anderes Organ eine solche Gleichförmigkeit der wesentlichen Organisationsverhältnisse.



Dennoch hat es nicht an Versuchen gefehlt, dieselben auf die betreffenden Organe bei *Amphioxus* und den Ascidienlarven zurückzuführen. So gelangte LANKESTER (1880) zu der Überzeugung: »that the original Vertebrate must have been a transparent animal, and had an eye or pair of eyes inside its brain, like that of the Ascidian tadpole. As the tissues of this ancestral Vertebrate grew denser and more opaque, the eye-bearing part of the brain was forced by natural selection to grow outwards towards the surface, in order that it might still be in a position to receive the influence of the sun's rays«. Auch JELGERSMA (1906) leitet neuerdings das Vertebratenauge vom Ascidienauge ab und verfolgt ausführlich den Weg, worauf die Umwandlung hätte stattfinden können. Derartige Ausführungen haben indessen, wie JELGERSMA selbst bemerkt, »nur den bedingten Wert einer durch die directe Beobachtung uncontrollirbaren Deduction«, wo vielleicht nichts gegen, aber ebensowenig etwas für zu sagen ist. WILLEY (1894) dagegen setzt das Parietalauge dem Ascidienauge homolog.

AYERS (1890) findet den Vorläufer des Vertebratenauges in dem sog. Augenflecken am Vorderende des Hirnbläschens von *Amphioxus*, worin er schon Andeutungen einer bilateralen Symmetrie und eine Neigung zur Zweiteilung entdeckt. BOVERI (1904) dagegen leitet die Vertebratenaugen ab von den in der ventralen Wand des Neuralrohres segmental liegenden Pigmentflecken, welche nach HESSE (1898) aus je zwei Zellen bestehen, einer becherförmigen Pigmentzelle und einer in deren Vertiefung eingelagerten Sehzelle mit Nervenfortsatz. Diese letzteren Zellen achtet er den Stäbchen- und Zapfenzellen im Craniotenaugum homolog. Den Übergang stellt er sich so vor, dass zunächst einer der die Sehzellen enthaltenden segmentalen Bezirke vom *Amphioxus*-Rückenmarke durch Ausstülpung sich der Körperoberfläche näherte und dass die beiden Wände der so entstandenen Augenblase sich differenzirten, in der distalen die Pigmentzellen schwanden, in der proximalen umgekehrt die Sehzellen, wodurch die Sonderung von Retinal- und Pigmentblatt der Augenblase zu Stande kam.

Alle die oben kurz erwähnten Theorien sind rein speculativer Natur, stützen sich auf keine überzeugenden thatsächlichen Befunde aus vergleichend-anatomischem oder embryologischem Gebiete, können also für sich nicht als Stütze dienen für die Annahme, dass die Vertebraten von den Acraniern abstammen. Nur die encephalogene Entstehung des Sehorgans haben beide Gruppen gemeinsam.

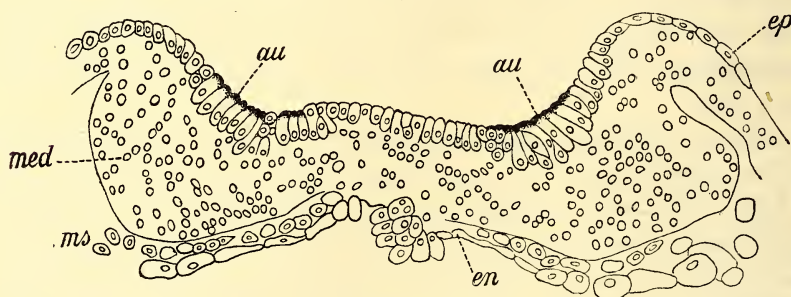
Auf Grund meiner Theorie lässt sich nun eine Erklärung der Cephalogenese der Vertebraten geben, welche den Vorzug hat, zu gleicher Zeit

die Lösung des zweiten Problems, der Phylogenie des Vertebratenauges, zu bringen, und welche sich überdies auf wichtige embryologische Gründe stützt. Denken wir uns einmal eine Wurmtrichophora, so entsteht daraus der Chordat gleichsam durch Auswachsen in die verkehrte Richtung, wie es die Fig. 2 darstellt. Nun liegt bei der Trichophora hart vor dem Munde die sog. Scheitelplatte, eine Platte von verdicktem Ectoderm, von einem Flimmerkranz umsäumt und bisweilen mit einem großen Flagellum zum Tasten auf der Mitte. Aus der Scheitelplatte nehmen u. a. die beiden Cerebralganglien ihre Entstehung, ferner die Tentakel und die Augen. Sind Letztere schon bei der Trichophora anwesend, so liegen sie meistens als 2 Pigmentfleckchen links und rechts auf der Scheitelplatte. Die höhere Ausbildung, wenn eine solche erreicht wird, erfolgt gewöhnlich erst in späteren Stadien: es tritt eine Einsenkung des Ectoderms auf, welche sich zu einem Bläschen abschnüren kann. Die Scheitelplatte stellt gleichsam das centrale Nervensystem der Trichophora dar.

Bei dem Übergang zum Chordatentypus kommt die Scheitelplatte mit den Augenanlagen vor der Mündung des Medullarrohrs nach außen zu liegen. Mit dieser Sachlage zeigen nun die Zustände der Embryonen vieler Vertebraten in einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung eine große Übereinstimmung. Das Vorderhirngebiet der Medullarplatte zeigt der Rückenmarkplatte gegenüber eine starke Verbreiterung und bleibt auch länger offen. Schon auf der offenen Hirnplatte zeigt sich die erste Anlage der beiden Augen in Gestalt zweier Einsenkungen des verdickten Ectoderms. Sowohl bei Selachiern und Amphibien als auch bei Säugethieren ist das Auftreten dieser sog. Sehgruben schon lange bekannt. Außerordentlich interessant in dieser Hinsicht sind aber die Beobachtungen EYLESHEIMER's (1895) bei *Rana palustris* und bei *Amblystoma*. Auch hier zeigt die noch völlig offene Gehirnplatte 2 seichte Sehgruben. Das Epithel derselben entwickelt aber in den an der Oberfläche freiliegenden Zellenenden feinkörniges Pigment, und zwar so reichlich, dass, nach der Angabe des Autors, diese »Sehfelder« schon bei der Betrachtung des unzerlegten Eies erkennbar sind als Pigmentflecke der Medullarplatte. In späteren Stadien, mit dem Schluss des Gehirnrohres, schwindet das Pigment allmählich, und es erfolgt an den nämlichen Stellen jetzt die Bildung der Augenblasen.

Mit Recht hat man in diesen pigmentirten Sehgruben das Rudiment primitiver Sehorgane nach dem Typus der Wirbellosen erblickt, aber die rechte Deutung liefert uns erst die hier vorgetragene Ableitung der Vertebraten, wenn wir jetzt noch annehmen, dass die Gehirnplatte der Scheitel-

platte der Trochophora homolog ist und dass der zum Nervenrohr gewordene Ösophagus sich noch eine Strecke weit nach vorn verlängert und die Scheitelplatte gleichsam annectirt hat, so dass diese, sich einkrümmend, zum vorderen Abschnitt des Hirnbläschens wurde und die Anlagen der Augen (anfänglich pigmentirte Einsenkungen der Epidermis, jetzt Ausstülpungen der Hirnblase) zu den primären Augenblasen. Wem der Schritt von den einfachen Pigmentfleckchen der Würmer zu den höchst complicirten Vertebratenaugen zu groß scheint, bedenke bloß, dass die Gesichtsorgane der Mollusken, an deren Homologie mit denjenigen der Anneliden nicht gezweifelt werden kann (mit Ausnahme natürlich der Augen des Mantelrandes gewisser Acephalen u. dgl.), bei gewissen Gruppen, namentlich bei den Cephalopoden, eben-



Textfig. 5.

Querschnitt durch den vordersten Theil der Medullarplatte eines Embryo von *Rana palustris*. Nach EYLESHEYMER (aus O. HERTWIG, 1906, Bd. 2, Fig. 158). Vergr. 180. *au* Sehgrube, *en* Entoderm, *ep* Epidermis, *med* Medullarplatte, *ms* Mesoderm.

falls eine hohe Ausbildung, erreichen können, wobei sogar eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem Vertebratenauge zu Tage tritt.

Ist doch die Übereinstimmung der Fig. 6 mit dem Schema der Fig. 2 *d* eine geradezu auffallende! Während das Rückenmarksröhr und auch der künftige vierte und fünfte Ventrikel des Gehirns bereits geschlossen sind, und eine kleine Öffnung nach außen vorn am Isthmus gleichsam einen provisorischen Neuroporus darstellt, ist die Gehirnplatte noch ganz offen und zeigt die beiden seitlichen Sehgruben auf seiner linken und rechten Hälfte.

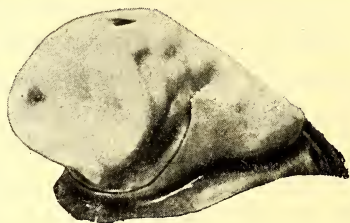
Die provisorische Öffnung am Isthmus wäre also dem Munde der Würmer vergleichbar, während die hier auftretende Kopfbeuge zu erklären wäre aus dem Winkel, welchen Scheitelplatte und Ösophagus mit einander bilden. Wir gelangen also zu dem Schluss, dass das Vertebratengehirn zwar nicht, wie es DOHRN und SEMPER meinten,



den Cerebralganglien der Protostomier homolog ist, aber dennoch aus demselben Material gebildet wird, woraus auch diese, freilich in anderer Weise, entstehen; aber zu gleicher Zeit wird die Vermutung nahe gelegt, dass dies nur für die vorderen Abschnitte des Gehirns gilt.

Das Vertebratengehirn ist also aus zwei Abschnitten zusammengesetzt, einem hinteren, welcher das vordere Ende des ehemaligen Ösophagus darstellt, und einem vorderen, welcher aus der röhrenförmigen Einkrümmung der Scheitelplatte hervorgeht. Wo ist die Grenze beider Abschnitte, wo ist der alte Protostomiermund zu suchen? Es ist natürlich a priori nicht zu sagen, ob sich in der That eine scharfe Grenze zwischen den beiden Abschnitten erwarten lässt und ob der Übergang nicht vielmehr ein allmählicher sein wird. Dennoch wird sich zeigen, dass eine Trennung sich in der That sehr wohl vornehmen lässt. Schon in den allerjüngsten Stadien der Entwicklung des Centralnervensystems tritt eine Zweitheilung desjenigen Theils des Nervenrohrs, welcher sich nachher zum Gehirn entwickeln wird, deutlich hervor. Wir unterscheiden da mit KUPFFER (1905) das Archencephalon und das Deuterencephalon. Letzteres ist eigentlich nichts anderes als der vordere, nur wenig erweiterte Abschnitt des Rückenmarks, wovon er sich nicht abgrenzen lässt. Die Chorda dorsalis erstreckt sich bis zur vorderen Grenze dieses Abschnittes, wo die Plica ventralis die hintere Begrenzung des Archencephalons darstellt. Letzteres ist also ein scharf gegen das Deuterencephalon abgegrenztes Bläschen, welches ganz vor der Chorda liegt, und dessen Längsachse mit derjenigen des Deuterencephalons oft einen Winkel, die Kopfbeuge, macht. Die Unterscheidung von chordalem (epichordalem) und prächordalem Hirne deckt sich also mit der am Hirne selbst eintretenden Sonderung und lässt sich offenbar auch mit der oben gemachten Unterscheidung nach der verschiedenen Herkunft ganz gut vereinbaren, so dass die Bezeichnung Arch- und Deuterencephalon aus diesem Grunde zu gleicher Zeit eine tiefere Bedeutung erhält.

Diese Ansicht wird nun gestützt durch eine Betrachtung des Gehörorgans. Das Gehörorgan der Vertebraten wäre in keiner Weise von demjenigen der Tunicaten abzuleiten. Bei den Ascidien befindet sich



Textfig. 6.

Rostralaterale Ansicht des Kopfendes eines Schweineembryo (*Sus scrofa*), mit offener Hirnplatte und Sehgruben. 4,7 mm Körperlänge, 10 Urvirbel, 16 Tage. Nach KEIBEL (aus O. HERTWIG, 1906, Bd. 2, Fig. 159).

neben dem Auge ein Statolith im Inneren des Hirnbläschens, und auch der Statocyst der Appendicularien entsteht aus dem Hirnbläschen unter einseitiger Entwicklung der Wand desselben (DELSMAN, 1912), also encephalogen. *Amphioxus* hat bekanntlich kein statisches Organ.

Das Gehörorgan der Vertebraten ist ebenso wie das statische Organ der Würmer und Mollusken eine paarige Bildung und entsteht ebenso wie Letzteres als ein Paar Bläschen, welche sich vom Ectoderm abschnüren. Bisweilen bleibt auch eine Verbindung mit der Außenwelt bestehen, so bei den Selachiern im Ductus lymphaticus, bei mehreren Würmern, wie *Arenicola marina*, *Branchiomma vesiculosum* u. A., und bei den ursprünglichen Lamellibranchiern *Nucula*, *Leda*, *Malletia*, *Solemya* mittels eines langen Canals, welcher jederseits an der Oberfläche des Fußes mündet. Ebenso wie das Auge zeigt auch das Gehörorgan der Cephalopoden die größte Complication unter den Protostomiern, und zu gleicher Zeit ebenso wie die Augen eine entfernte Ähnlichkeit mit den nämlichen Vertebratenorganen. Die beiden Hörbläschen liegen in geräumigen Höhlen des Kopfkorpels. Das Sinnesepithel findet sich hier auf einer Macula acustica und auf einer leistenförmigen, nach innen vorspringenden Crista acustica. Otolithen finden sich nur auf der Macula acustica. Der Hörnerv theilt sich in zwei Äste, von denen der eine zur Macula, der andere zur Crista acustica geht. Bei Würmern ist der Statocyst ein lange nicht so allgemeines und typisches Organ wie bei den Mollusken, aber in seiner Lage und seinem Bau zeigt er bei beiden große Übereinstimmung. Die letzte ausführliche Mittheilung über den Statocysten bei Würmern ist wohl diejenige FAUVEL's (1902). Es finden sich dieselben hauptsächlich bei tubicolen und sedentären Borstenwürmern, so bei den Sabelliden, weiter bei einigen Terebelliden, den Arenicoliden und einigen Ariciden und Alciopiden.

Sowohl bei Würmern als bei Mollusken entstehen die Statocysten ventral als paarige Wucherungen des Epithels zwischen Mund und Anus, und zwar dicht hinter dem Munde. Die anfangs oft soliden Wucherungen erhalten erst nach der Loslösung von der Epidermis eine Höhle, und die beiden so gebildeten Bläschen legen sich dem Ösophagus dicht an, wie ich es selbst z. B. bei *Lanice conchilega*, *Mytilus edulis* und besonders gut bei *Littorina obtusata* habe beobachten können (bei den Cephalopoden werden sie durch den gewaltigen kopfständigen Dottersack vom Ösophagus getrennt). Erst nachher wird das centrale Nervensystem angelegt und setzt sich mit den Statocysten in Verbindung.

Vergleichen wir hiermit nun die Sachlage bei den Vertebraten, so ergiebt sich eine vollständige Übereinstimmung, wenn wir bloß annehmen,

dass in der That die Grenze von Arch- und Deuterencephalon den ursprünglichen Annelidenmund darstellt. Denn auch hier werden die ersten Anlagen der Gehörorgane als paarige Bläschen von der Epidermis abgeschnürt, zwischen Mund (Mittelhirn) und Anus, und zwar dicht hinter dem Munde, und legen sich dicht dem Ösophagus, i. e. dem Medullarrohr an, und zwar in diesem Falle dem allervordersten Theile des Letzteren, dem Deuterencephalon. Das steht also in Einklang mit unserer Annahme: das Deuterencephalon stellt den vorderen Abschnitt des ehemaligen Ösophagus dar, die Hirngege entspricht dem ursprünglichen Munde, das Archencephalon ist die als Fortsetzung des Ösophagus eingerollte Scheitelplatte.

Dies ist auch in Übereinstimmung mit dem Verhalten der peripheren Nerven. Diejenigen Nerven, welche aus dem Deuterencephalon austreten, zeigen bekanntlich eine gewisse Ähnlichkeit mit den spinalen Nerven, sowohl in ihrer Entstehung als in ihrer Anordnung. Dies war eines der Momente, welche GEGENBAUR (1872) dazu veranlassten, den Nachweis zu versuchen, dass auch am knorpeligen Primordialcranium zwei Abschnitte zu unterscheiden sind: ein hinterer vertebraler, der einmal gegliedert war, und ein vorderer prävertebraler oder evertebraler. Die Grenze dieser beiden bildete die Sattellehne. Die weiteren Gründe, auf die sich diese Überzeugung stützte, waren 1) die Chorda, welche die Basis des vertebralen Schädelabschnittes in derselben Weise wie die Wirbelsäule durchsetzt, wozu noch zu bemerken wäre, daß die Parachordalia anfangs häufig ohne Grenze in die parachordalen Massen des Rumpfes übergehen, die Grenze des Schädels und der Wirbelsäule sich also in manchen Fällen erst spät ausbildet, und 2) die Visceralbogen, die GEGENBAUR als untere Bogenbildungen ähnlich den Rippen betrachtete. Der vertebrale Theil umfasste die Austrittsstellen sämmtlicher Hirnnerven, mit Ausnahme des Olfactorius und des Opticus, welche auch nach ihrer Bildungsweise bekanntlich den übrigen Nerven nicht gleich zu setzen sind.

Von FRORIEP (1882) dagegen wurde gegen diese Anschauung das Bedenken erhoben, dass eine nach vorn allmählich erlöschende Segmentierung am Cranium bloß bis zur Austrittsstelle des Nervus vagus, also in der Regio occipitalis zu constatiren ist, während in der Regio otica jegliche Andeutung einer ehemaligen Segmentirung vermisst wird. Nach ihm umfasst der einstmals gegliederte Theil des Schädels bloß die Hinterhauptregion bis zur Austrittsstelle des Nervus vagus. Diese stellt er als spinalen Abschnitt dem übrigen cerebralen oder präspinalen Schädelgebiet gegenüber. Hierbei schließt sich die bekannte Eintheilung



FÜRBRINGER's (1897) in Neo- und Palaeocranium an, von denen das erstere, wie HATSCHKE (1892) hervorgehoben hat, den Cyclostomen noch fehlt, und erst bei den höheren Vertebraten durch Assimilation freier Wirbelbogen hinzugekommen ist.

SEWERTZOFF dagegen hielt den Gegensatz zwischen dem chordalen und prächordalen Schädelabschnitt für durchgreifender als den zwischen dem Palaeo- und dem Neocranium und schrieb ebenso wie GEGENBAUR dem ganzen chordalen Abschnitte eine einstmalige metamere Segmentierung zu. Und dieser Auffassung hat nachher auch FRORIEP beige pflichtet und die Grenze des spinalen und präspinalen Schädelabschnittes, die er zuvor im Vagusloch zu finden meinte, weiter nach vorn und zwar in die vordere Chordaspitze verlegt, nachdem er bei einer Untersuchung an *Torpedo* bis hierher Urwirbel nachzuweisen vermocht.

Das stimmt also alles aufs Schönste mit meiner oben entwickelten Theorie, welche von ganz anderer Seite her zu demselben Schluss gelangt und den schwierigen Untersuchungen über die verwickelten Kopfverhältnisse eine phylogenetische Unterlage schafft.

Auch die beiden Phasen der Gastrulation (s. voriges Kapitel) stimmen mit dieser Einteilung genau überein. So sagt HUBRECHT (1905), nachdem er diese beiden Phasen als Cephalogenese und Notogenese einander gegenüber gestellt hat: »Ich möchte nur noch darauf Nachdruck legen, dass der hier gemeinte Gegensatz zwischen Kephale und Notos nicht zwischen Kopf und Rumpf zu suchen wäre (da bekanntlich Körpersegmente in den Kopf mit aufgegangen sind), sondern hier einerseits nur von jenem allervordersten Gebiete des Kopfes die Rede sein kann, welchem Ophthalmicus und Opticus angehören, während andererseits diesem gegenüber die weiteren Hirnabschnitte mit ihren Kopfnerven, sowie die Schädelbasis mit dem Chordarest und die Visceralbogen, sowie auch der ganze Rumpf zu stellen wären.« Dieser Auffassung schließt sich auch BRACHET (1905) an.

ASSHETON (1905) unterscheidet beim Vertebratenembryo zwei radiäre Wachsthumscentren, eins für den Kopf (Protogenese) und ein zweites für das Längenwachstum des Körpers (Deutrogenese), dessen Wirksamkeit etwas später anfängt. Die Grenze beider Abschnitte versuchte er am Froschei experimentell zu bestimmen, indem er eine Borste 0,5 mm vor dem eben auftretenden vorderen Umschlagrand einpflanzte. Die Borste wurde nachher hart vor der Chordaspitze wiedergefunden. »Clearly from this one must conclude that the whole of the fore brain belongs to the primary growth-centre. Since, however, the sable was inserted 0,5 mm in front of the dorsal lip of the blastopore, probably

we must include also some portion posterior to the fore brain as belonging to the primary growth-centre.« ASSHETON will demnach die Grenze ein wenig mehr nach hinten verlegen. Dabei ist nun aber zu bedenken, dass nach meiner Theorie der weit offene Blastoporus von der ringförmigen Anlage des Nervenrohrs umgeben wird, welche noch völlig zum Gebiet der Deuterogenese zu rechnen ist, und deren Breite am Vorderrande etwa eben 0,5 mm betragen haben wird, sodass ASSHETON's Versuch wahrscheinlich im besten Einklang mit der von HUBRECHT gezogenen Grenze steht, wozu auch die vergleichenden anatomischen Betrachtungen und meine Theorie führen.

Die Grenze von Proto- und Deuterogenese (ASSHETON) fällt demnach zusammen mit derjenigen von Archi- und Deuterencephalon (KUPFFER). Die selben beiden Wachsthumscentren finden wir auch bei den Anneliden wieder: die Protogenese führt zur Bildung der Trochophora, welche nachher durch die Deuterogenese zum Wurm auswächst. Bezeichnen wir die beiden Hauptabschnitte, welche sich demnach am Vertebratenkörper unterscheiden lassen, einmal mit SPITZER (1910) als Protosoma und Deuterosoma. Zu einer entsprechenden Einteilung führen nun die Untersuchungen nach dem Körperbau der Anneliden. Auch hier wird von MEYER (1890), RACOVITZA (1896), GOODRICH (1897) und EISIG (1898) das Protostomium (= Umbrella der Trochophora) dem segmentirten postoralen Soma, wozu das Mundsegment oder Peristom nebst den übrigen Körpersegmenten gehören, gegenübergestellt. Beide Körperabschnitte haben ihr eigenes Nervensystem, Cerebralganglien und Bauchstrang, welche unabhängig von einander entstehen. Dem Protostomium der Anneliden, dem von den oben genannten Autoren ein metamerer Charakter abgesprochen wird, entspricht das Protosoma der Vertebraten, dem segmentirten Soma (+ Pygidium) der Anneliden das Deuterosoma der Vertebraten.

Nachdem wir also das Auge und das Ohr der Vertebraten auf die entsprechenden Organe der Anneliden zurückgeführt haben, thut sich von selbst die Frage auf, ob dies nicht etwa auch für das Geruchsorgan gelingen dürfte. Die einfachste und ursprünglichste Gestalt des Geruchsorgans der Vertebraten ist wohl eine paarige Ectodermeinstülpung. Die zwar vom Anfang der Entwicklung bestehende Monorhinie der Cyclostomen ist dennoch wohl als secundär anzusehen angesichts der Thatsache, dass der Riechnerv von Anfang an doppelt ist. Bei den Selachiern, welche also in dieser Hinsicht wohl die ursprünglichsten Verhältnisse aufweisen, entstehen die beiden Riechgruben zu beiden Seiten des Neuroporus an der Dorsalseite des Kopfes, dicht vor den

Augen, und auch bei den übrigen Vertebraten finden sich ähnliche Verhältnisse.

Mit welcher Stelle des Annelidenkörpers stimmt nun diese Lage überein? Wir werden da am hinteren Rande der Scheitelplatte der Trochophora, gleichsam im Nacken zu suchen haben, das heißt also am erwachsenen Annelidenkörper am Hinterrande des Kopflappens, hinter den Augen. Und in der That, lange brauchen wir nicht zu suchen, denn sofort fällt unser Auge auf die beiden sich hier befindenden Wimpergruben. Diese beiden Organe erfreuen sich einer sehr allgemeinen Verbreitung innerhalb der Annelidenklasse. In seiner Abhandlung über *Oligognathus bonelliae* hat SPENGEL (1881) alles das zusammengetragen, was bis dahin über dieselben bekannt geworden war. Er zählt eine stattliche Reihe von Arten auf, bei denen sie aufgefunden und unter verschiedenen Namen, wie Nackengruben, Wimpergruben oder -taschen, Riechgruben u. a., beschrieben worden sind. Auch bei den Capitelliden hat EISIG (1887) sie regelmäßig angetroffen und genau untersucht. Sie stellen hier ein Paar an der Basis des Kopflappens befindlicher querer Spalten dar, durch deren jede ein keulenförmiges, kräftig wimperndes Organ handschuhfingerförmig hervorgestreckt werden kann. Obgleich auch EISIG, mit den meisten neueren Untersuchern, darin ein Riechorgan erblickt, so hält er sich, solange die Function desselben noch nicht durch bestimmte Versuche festgestellt ist, an den neutralen Namen Wimperorgan. Zwischen den Wimperorganen und den hinteren Lappen des Cerebralganglions herrschen sehr innige Beziehungen: bei *Notomastus* und *Mastobranchus* gehen diese vollständig in der Innervirung der Wimperorgane auf, so dass das hintere der beiden ungefähr gleich großen Ganglienpaare, aus denen das Gehirn bei diesen Formen zusammengesetzt ist, geradezu als »Ganglien der Wimperorgane« bezeichnet werden könnte, während das vordere Paar die Augen und den Kopflappen innervirt. An wenig anderen Körperstellen herrscht nach EISIG ein so außerordentlicher Nervenreichthum wie bei den Wimperorganen. Aus alledem geht zur Genüge hervor, dass wir in den Wimperorganen wenigstens ebenso wichtige Sinnesorgane zu erblicken haben wie in den Augenflecken und Statocysten. Bei anderen Anneliden sind vielfach die Wimpergruben auch nicht ausstülpbar.

Unter den Mollusken findet sich bei den dibranchiaten Cephalopoden jederseits hinter den Augen eine als Geruchsorgan gedeutete Grube, deren Epithelboden aus Wimperzellen und Sinneszellen besteht. Unter dieser Grube findet sich ein »Riechganglion«. Die zum Ganglion verlaufenden Nervenfasern stammen vom Cerebralganglion. *Nautilus* be-



sitzt an entsprechender Stelle jederseits einen kleinen Tentakel in Verbindung mit einer Grube. Diese Geruchsorgane stimmen offenbar mit den Rhinophoren der Opisthobranchier überein. Mit den Nackengruben der Anneliden sind auch die embryonal bei der Anlage der Cerebralganglien der Gastropoden auftretenden Cerebraltuben verglichen worden (SARASIN, 1887). Auch bei den Nemertinen finden sich Wimpergruben im Nacken. Die Wimperorgane sind bei so vielen Vertretern der zygoneuren Metazoen nachgewiesen worden, dass sie von HATSCHKE (1878) mit Recht zu den bereits der Trochophora, als gemeinsamer Stammform dieser Metazoen, eigenen Organen gerechnet werden.

Wir sehen also, dass auch das Geruchsorgan der Vertebraten sich an der entsprechenden Stelle und in übereinstimmender Gestalt bei den Würmern wiederfindet, und dass somit alle die drei Sinnesorgane, denen der Kopf der Vertebraten zum großen Theile seine Bedeutung entleiht, im Lichte meiner Hypothese auf die entsprechenden Organe der Anneliden zurückzuführen sind. Alle die Schwierigkeiten, welche die Ableitung von Hirn und Rückenmark der Vertebraten den Anhängern der Annelidenhypothese bereitete, sind endgültig beseitigt und durch ebenso viele werthvolle Argumente für diese Theorie ersetzt.

Die Homologie von Gehirn- und Scheitelplatte, welche also gestützt wird durch die daraus folgende übereinstimmende Lage der 3 Hauptsinnesorgane bei Vertebraten einerseits und Würmern und Mollusken andererseits, gestattet uns, einen Schluss zu ziehen, welcher von großem Interesse werden dürfte für unseren Einblick in die frühesten Entwicklungsvorgänge der Vertebraten. Diejenigen Zellen, welche die Scheitelplatte der Würmer- und Molluskentrochophora liefern, entstammen fast sämmtlich dem ersten Ectomerenquartett. Sie bilden anfänglich eine runde Platte, in deren Centrum der animale Pol der Blastula sich befindet. Nachher schiebt sich diese Platte infolge des ungleichmäßigen Wachstums der Zellen des zweiten Quartetts an der Vorder- und Hinterseite des Keimes allmählich nach vorn, bis sie hart vor dem Munde zu liegen kommt. Bei der großen Übereinstimmung in der Würmer- und Vertebratenorganisation wird es sehr wahrscheinlich, dass auch bei den Vertebraten etwas Derartiges geschieht. Ebensowenig wie bei den Cephalopoden finden wir hier zwar die für die übrigen Mollusken und Würmer so typische Furchungsweise wieder, aber dennoch ist es wahrscheinlich, dass übereinstimmende Organe aus übereinstimmenden Zellenbezirken hervorgehen. Wahrscheinlich wird es also, dass das Gehirn der Vertebraten aus derjenigen Zellengruppe hervorgeht, welche im Blastulastadium um den animalen Pol liegt. Durch Anstechversuche wäre diese Annahme zu prüfen, aber

schon in sehr frühen Stadien sollte das Ei angestochen werden, weil sonst die Wanderung der Scheitelplatte nach vorn schon vollbracht sein dürfte. Wenn z. B. die Gastrulation anfängt, der vordere Umschlagrand beim Amphibienei auftritt, liegt die Hirnplatte wahrscheinlich schon hart vor dieser Stelle. Beim Anstechen am schwarzen, animalen Pole des Froscheies im Morula- und Blastulastadium erhielt Roux (1888) einen Defect auf der Bauchseite. Wahrscheinlich hatte hier die Scheitelplatte ihre unterstellte Wanderung denn auch schon beendet.

Es bleibt jetzt noch ein letztes Organsystem zu besprechen übrig, nämlich die Organe der Seitenlinie der Fische und Amphibien, welche nach den Untersuchungen PARKER's (1905) der Perception von Wellen niedriger Frequenz dienen. Nach EISIG (1887) sind auch diese schon bei den Anneliden zu finden. Mit Ausnahme von *Capitella* haben nämlich alle Capitelliden nahezu dem ganzen Körper entlang in jedem Segmente ein Paar rundlicher Hügel, seitlich zwischen dem neuralen und hämalen Parapodium. Und zwar ist es gerade die Grenzlinie der neuralen und hämalen Längsmusculatur, also die Seitenlinie, in der sie eingepflanzt stehen, auch wenn dieselbe von der genau meridionalen Lage abweicht und z. B. am Anfang des Abdomens höher hämal hinaufrückt, gegen das Abdomenende umgekehrt tiefer neural herabsinkt, im Ganzen also eine S-förmige Biegung beschreibend. Diese Knospen sind in der Mitte mit überaus zarten Sinneshaaren, kaum  $1\ \mu$  breit bei einer Länge von 40—60  $\mu$ , besetzt. Hierin besteht wohl die auffallendste Structurähnlichkeit zwischen den Sinneshügeln der Capitelliden und denjenigen der Vertebraten: bei beiden laufen die central gelegenen Sinneszellen in feine, starre Härchen aus. Bei den Vertebraten sind diese centralen Zellen birnförmig, sie werden ähnlich wie die Sinneszellen bei den Capitelliden von Stützzellen umgeben. Die Zahl der Sinneshaare wechselt bei den verschiedenen Vertebraten, welche Seitenorgane besitzen, ist aber immer bedeutend geringer als bei den Capitelliden. Auch ihre Länge ist geringer und beträgt nach den übereinstimmenden Angaben SCHULZE's (1870) und MALBRANC's (1876) bei Teleosteen sowie bei Amphibien ausnahmslos 14  $\mu$ .

Großes Gewicht legt EISIG auf die metamere Anordnung der Seitenorgane. Bei den Wirbelthieren ist diese indessen nur bei den Teleosteen deutlich ausgeprägt und bei den übrigen Vertebraten sehr zweifelhaft. Zum Theil wird das Vorkommen mehrerer Sinneshügel in jedem Segmente durch die zuerst von MALBRANC (1876) angegebene und nachher von mehreren Untersuchern bestätigte Theilungsfähigkeit erklärt. Aber auch bei ihrem ersten Auftreten ist für die Sinneshügel nur bei den Teleosteen

eine ausgeprägte metamere Anordnung gefunden, welche denn auch von verschiedenen Seiten als eine secundäre betrachtet wird. Unmöglich wäre es meines Erachtens indessen nicht, dass eine ursprünglich metamere Anordnung der Seitenorgane durch die bei den Wirbelthieren weniger deutlich als bei den mit Chitin bekleideten Anneliden ausgeprägte äußere Segmentirung sich allmählich verwischt habe und nur in den Fällen sich erhalten habe, resp. wieder aufgetreten sei, wo von einer gewissen Metamerie am Integument die Rede ist, wie z. B. bei den Teleosteen, wo bekanntlich die Anordnung der Schuppen mit der Gestalt der Myomeren übereinstimmt. Eine Homologie zwischen den Seitenorganen der Würmer und der Vertebraten ist meines Erachtens denn auch keineswegs ausgeschlossen, wenngleich dieselbe nicht als eine der wichtigsten Stützen der Annelidentheorie der Wirbelthierabstammung gelten darf.

Betrachten wir zuletzt die beiderseitigen Innervationsverhältnisse, so ergibt sich, dass dieselben nicht ohne Weiteres vergleichbar sind. Bei den Capitelliden werden die Seitenorgane von Segment zu Segment je durch einen Ast eines segmentalen Nerven des Bauchstranges, also durch einen Spinalnervenast innervirt. Bei den Vertebraten dagegen geschieht dies bekanntlich durch den Ramus lateralis des Nervus vagus, eines Kopfnerven, der, vom hinteren Gehirnabschnitte abgehend, längs des ganzen Rumpfes bis in den Schwanz verläuft, unterwegs an jedes Sinnesorgan ein Seitenästchen abgebend. Von einer Versorgung durch Spinalnerven ist hier nicht die Rede. Nur die theilweise vergänglichen Seitenorgane des Kopfes erhalten eine segmentale Innervation.

Nach den übereinstimmenden Angaben vieler Forscher, wie GOETTE, SEMPER, VAN WYHE, HOFFMANN, BEARD, soll der Nervus lateralis direct aus dem Ectoderme, respective aus dem die Seitenorgane aufbauenden Zellmaterial hervorgehen. EISIG betrachtet ihn daher als Collector der Seitenorgane, dadurch zu Stande gekommen, dass die »Rami communicantes« nicht wie in ähnlichen Fällen von Nerv zu Nerv, sondern von Hügel zu Hügel sich aus dem Zellmaterial des Ectoderms entwickelt haben. »Die einfachste Voraussetzung wäre die, dass in dem Maasse als das Gehirn seine Function als Centralorgan im werdenden Wirbelthiere auf Kosten der relativen Selbständigkeit der segmentalen Ganglienknoten des Anneliden-Bauchstranges auszuüben fortfuhr (EISIG stützt sich hierbei natürlich auf die bisher geltende Anschauung, das Gehirn sei aus den Gehirnganglien, das Rückenmark aus den Bauchganglien hervorgegangen, D.), sich zwischen den Ästen der die Seitenorgane innervirenden Spinalnerven, zum Behufe einer directeren Leitung der Erregungen, successive Anastomosen ausbildeten, mit anderen Worten,



dass der Seitennerv oder Ramus lateralis vagi nach dem Principe eines Collectors zu Stande kam.«

BEARD (1885), der früher (1884) ebenfalls die Homologie von Anneliden- und Vertebratenseitenorganen anerkannte, gelangte zu einer entgegengesetzten Auffassung, nachdem entdeckt wurde, dass sich bei den Wirbeltieren mehrere der Kopfganglien teilweise direct vom Ectoderm aus, und zwar im engsten Anschlusse an (entweder provisorisch auftretende, oder längere Zeit hindurch bestehen bleibende) Seitenorgane ausbilden, respective von letzteren abspalten. Er nahm jetzt an, dass die Seitenorgane ursprünglich in irgend einer physiologischen Beziehung zu den Kiemen ständen, weil sie gleichzeitig mit letzteren sich bilden und weil von ihren Ganglien aus Nerven einerseits zur Kiemenmuskulatur und andererseits zum Gehirne verlaufen, und ändert daher ihren Namen in »Kiemensinnesorgane«. Ontogenetisch sehen wir die Seitenorgane zuerst am Kopfe auftreten und sich nachher über die Körperoberfläche nach hinten ausbreiten. Diese Entwicklungsweise scheint BEARD dafür zu sprechen, dass sie ursprünglich auf den vorderen Körpertheil beschränkt gewesen seien und sich von hier aus erst secundär über den Rumpf ausgedehnt haben. »Damit wird aber«, meint EISIG, »eine ontogenetische Thatsache willkürlich, das heißt ohne Berücksichtigung aller im Wege stehenden Schwierigkeiten, ins Phylogenetische übersetzt. Und die Hauptschwierigkeit besteht darin, plausibel machen zu können, wie denn eigentlich dieses ursprünglich allein am Kopfe entwickelte Seitenorgansystem dazu kommen sollte, sich secundär in segmentaler Anordnung (wenigstens bei den Teleosteen, D.) auf den Rumpf auszudehnen, auf denjenigen Körpertheil, der doch notorisch als der phylogenetisch ältere und einfachere zu betrachten ist.« Auch BEARD erkennt in letzterem Umstand ein »curious fact« an.

Warum sich die Seitenorgane vom Kopfe aus, von vorn nach hinten entwickeln, erklärt dagegen EISIG dadurch, dass der alte Zustand, in dem sie unabhängig von einander an allen Segmenten auftraten, infolge der Rückbildung ihrer einstigen segmentalen Innervation nicht mehr recapitulirt wird und sie sich jetzt im Anschluss an den Collector von vorn nach hinten bilden.

Bei den Anneliden ist jedes Seitenorgan sehr eng mit einem Ganglion, dem Seitenorganganglion verbunden, welches die Elemente des Haarfeldes haubenförmig umfasst. EISIG achtet diese Seitenorganganglien den Parapodialganglien anderer Anneliden homolog, welche denn auch bei den Capitelliden und Polyophthalmiden, wo die höchst entwickelten Seitenorgane vorhanden sind, fehlen. Nun hatte aber kurz

zuvor KLEINENBERG (1886) die Vermuthung ausgesprochen, die Spinalganglien der Vertebraten entsprächen den Parapodialganglien der Anneliden, und dieser Anschauung pflichtet EISIG bei. »Und auch die Frage, warum denn erstere Ganglien bei den Vertebraten nicht mehr so wie diejenigen der Hirnnerven zu der Haut, respective den Seitenorganen ontogenetische Beziehungen aufweisen, lässt sich beantworten. Derselbe durch die Concentrirung des Kopfes oder Gehirnes hervorgerufene Process, der an den übrigen Bestandtheilen des Seitenorgansystemes so tiefgreifende Veränderungen hervorrief, nämlich die Anbahnung einer einheitlichen und directen (Gehirn-) Leitung an Stelle der segmentalen, hat auch die ursprünglichen Hautbeziehungen der Seitenorganganglien (Spinalganglien) allmählich zum Schwinden gebracht.«

Das sind, in gedrängter Form, die Ansichten EISIG's: die ursprünglichen segmentalen Verbindungen der Seitenorgane mit den Spinalganglien, welche letzteren er den Parapodial- und Seitenorganganglien homolog achtet, sind nur am Kopfe noch erhalten, am Rumpfe dagegen verloren gegangen und durch den Collector, den Nervus lateralis, ersetzt.

Meine Anschauungen schließen hieran an, aber gewisse wichtige Correcturen sind nötig, um sie in Einklang mit meiner Theorie und zu gleicher Zeit auch in besseren Einklang mit den thatsächlichen Verhältnissen zu bringen. Neben den Bauchganglien finden wir, wie oben erwähnt, bei den Anneliden noch eine zweite Gruppe von segmentalen Ganglien, die Parapodialganglien, resp. (nach EISIG) die Seitenorganganglien. Als Urschema bei den Vertebraten möchte ich nun ebenfalls ein solches doppeltes System von segmentalen Ganglien annehmen. Die innere Gruppe, welche den Bauchganglien der Anneliden entspricht, finden wir in den Spinalganglien wieder. Die äußeren Ganglien, den Parapodial- und Seitenorganganglien der Anneliden homolog, versorgten wie jene die Seitenorgane und standen ebenfalls segmental mit den Spinalganglien in Verbindung. Ich will diese hypothetischen Ganglien einmal Lateralganglien nennen. Mit der Ausbildung des Gehirns und des Kopfes haben sich nun diese Lateralganglien nach vorn concentrirt und finden sich hier in den »lateralen Nebenganglien« DOHRN's wieder.

Im Jahre 1885 wurde zu gleicher Zeit und unabhängig von einander von BEARD an Selachiern, von SPENCER an Amphibien und von FRORIEP an Säugethieren die Entdeckung gemacht, dass sich bei den Vertebraten mehrere der Kopfganglien nicht wie die spinalen Ganglien ausschließlich aus der Neuralleiste bilden, sondern dass auch die Epidermis hierbei eine wichtige Rolle spielt. Es betrifft hier die beiden Ganglien des Trigemini,

das Ganglion des Acustico-facialis, des Glossopharyngeus und des Vagus. Die von der Neuralleiste stammenden ersten Anlagen dieser Ganglien wachsen abwärts zwischen Ectoderm und Somitenwand und gehen je eine doppelte Verbindung mit dem Ectoderm ein, eine laterale, ungefähr in der Höhe der Chorda, und eine epibranchiale, hart über den Kiementaschen. Nur den beiden Trigeminalganglien, welche vor den Kiemenpalten liegen, geht die epibranchiale Verbindung ab, und auch die laterale Verbindung ist eigentlich nur für das vordere Trigeminalganglion (*G. mesocephalicum* oder *ciliare*) mit Gewissheit allgemein aufgefunden. An den Verbindungsstellen mit der Epidermis bilden sich Verdickungen derselben, Placoden, ganz nach der Art von Sinnesorganen, aus. Aus den lateralen Verbindungen bildet sich später der betreffende Abschnitt der Sinneslinien, welche sich am Kopfe früher entwickeln als am Rumpfe. An den Placoden tritt eine Wucherung der Epidermis auf: Zellen derselben treten, sich lebhaft theilend, nach innen aus, ein Ganglion bildend. Bei ihrem ersten Auftreten zeigen diese Placodenganglien sich oft völlig unabhängig von den centrogenen Ganglien und lösen sich, z. B. beim Frosche, nach BEARD (1888) schon von der Haut los, bevor noch die letzteren sie erreichen. Offenbar entsprechen diese lateralen Nebenganglien den lateralen Ganglien der Anneliden, also den Seitenorganganglien. Das dermatogene Ganglion verschmilzt innig mit dem centrogenen, so dass die Grenze zwischen den beiden sich bald nicht mehr ziehen lässt.

Ihre Vordergrenze erreicht diese Ganglienreihe in der Gegend des Mittelhirns, zwischen Ohr und Auge, was wieder stimmt mit der oben entwickelten Theorie, wonach hier der ursprüngliche Mund der Anneliden zu suchen ist. Ihre hintere Grenze fällt mit der Grenze von Paläo- und Neocranium FÜRBRINGER's zusammen. Vom hinteren dieser Ganglien, dem Vagusganglion, erstreckt sich der *Ramus lateralis* des *Nervus vagus* nach hinten, die Seitenorgane des Rumpfes versorgend. Ebenso wie EISIG möchte ich ihn als einen Collector betrachten, wofür auch die abweichende Art seiner Entstehung spricht.

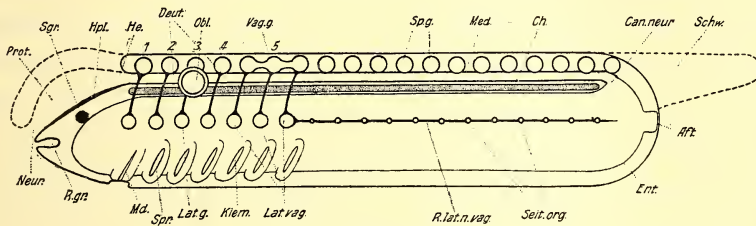
Die Vorzüge meiner Auffassung vor derjenigen EISIG's springen sofort ins Auge. Ebenso wie die Seitenorganganglien der Anneliden zeigen auch die dermatogenen Ganglien des Vertebratenkopfes einen engen Zusammenhang mit den Hautsinnesorganen, während die Spinalganglien völlig unabhängig von denselben entstehen und gar keine Beziehungen zur Haut aufweisen.

Es würde uns natürlich zu weit führen, alle die Arbeiten hier zu würdigen, welche sich mit der Entwicklung und Ausbildung der



einzelnen Kopfganglien und deren Nerven befasen. Die verwickelten Verhältnisse in dieser Gegend, durch die Ausbildung des so complicirten Kopfes hervorgerufen, machen die Zurückführung der verschiedenen Nerven auf dorsale und ventrale Wurzeln und das in Einklangbringen der so festzustellenden Neuromerie mit der Myomerie und Branchiomerie zu einem äußerst schwierigen Problem.

Zu einer besonders klaren Vorstellung der primitiven Segmentirung des Selachierkopfes gelangte ZIEGLER im Jahre 1908, sich stützend auf



Textfig. 7.

Schema der Cephalogenese der Vertebraten nach meiner Theorie. (Von mesodermalen Bildungen ist nur die Chorda berücksichtigt.) — Aft, Aftermembran; Can. neur, Canalis neurentericus (= Schlundpforte); Ch, Chorda dorsalis; Deut, Deutereencephalon (vorderer Theil des Stomodaeums); Ent, Entoderm; Ha, Hirnge (= Palaeostoma) und Kopfbeuge; Hpl, Hirnpalte (= Scheitelplatte der Trochophora); Kiem, Kiemenspalte; Lat. g, Laterale Ganglien (= Seitenorgan-ganglien); Lat. g. vag, Laterale Ganglien des Vagus; Ma, Mundspalte; Med, Medullarrohr (= Stomodaeum); Neur, Neuroporus; Obl, Ohrbläschen (= Statocyst); Prot, Archencephalon (= eingekrümmte Scheitelplatte); R. gr, Riechgrube (= Wimperorgan); R. lat. n. vag, Ramus lateralis nervi vagi; Schw, Schwanz; Seit. org, Seitenorgane; Sgr, Sehgrube (= Auge der Würmer); Sp. g, Spinalganglien (= Bauchganglien); Spr, Spritzloch; Vag. g, Vagusganglion (centrogener Theil); 1, Trigeminus I; 2, Trigeminus II; 3, Acustico-facialis; 4, Glossopharyngeus; 5, Vagus.

seine eigenen Untersuchungen und diejenigen seiner Schüler KLINKHARDT und GUTHKE. Hiernach lassen sich bei *Torpedo*-Embryonen in den Stadien H—K BALFOUR's am Kopfe die deutlichsten Beziehungen zwischen den segmentalen Anlagen der Ganglien, den Somiten des Kopfes und den Kiemenspalten erkennen. Die Mesodermsegmente des Rumpfes setzen sich in den Kopf fort, und zwischen je zwei derselben bildet sich eine Kiemenspalte, resp. das Spritzloch, welches in diesem Stadium in Gestalt und Lage vollständig mit den Kiemenspalten übereinstimmt und die directe Fortsetzung ihrer Reihe nach vorn bildet (vergl. Fig. 8). Das zwischen Spritzloch und erster Kiemenspalte sich befindende Ursegment ist als Hyoidsegment bekannt, weil es im Hyoidbogen liegt,

dasjenige zwischen dem Spritzloch und dem Munde, welches durch den Kieferbogen hindurch zieht und an seinem oberen Ende zu einer weit nach vorn vordringenden Blase, welche fast alles Mesenchym des vorderen Kopftheiles liefert, erweitert ist, als Mandibularbogen. Ein letztes, sich durch seine geringe Größe auszeichnendes Mesodermsegment liegt dann noch vor dem Munde, der also ebenso wie die Kiemenspalten von 2 Mesodermsegmenten begrenzt wird. Dies ist das Prämandibularsegment, mit welchem die Reihe der Mesodermsegmente abschließt.

Die Reihe der Ganglien des Kopfes entspricht nun der Reihe der Somiten. Über dem Hyoidbogen liegt das Facialis-Acusticus-Ganglion, über dem ersten interbranchialen Bogen das Glossopharyngeusganglion, über den 3 hinteren Branchialbogen das Vagusganglion. Nach GUTHKE (1906) hat der Vagus 3 Wurzeln am Medullarrohr und entsendet auch 3 Fortsätze in die 3 hinteren Kiemenbogen. Das Vagusganglion ist offenbar als ein zusammengesetzter Complex zu betrachten, welcher sich auf mehrere Segmente bezieht. In entsprechender Weise liegt das Trigeminalganglion über dem Mandibularbogen. Es bleibt dann noch am Vorderende das Ciliarganglion oder I. Trigeminalganglion, welches man unbedenklich der Prämandibularhöhle zuordnen kann. Bald nachher treten indess Verschiebungen auf, welche das ursprünglich so einfache Schema verwischen.

Ob die Kopfganglienleiste, welche den centrogenen Theil der Kopfganglienanlagen liefert, als die directe Fortsetzung der Rumpfganglienleiste zu betrachten ist, ist eine Frage, worüber die Meinungen auseinandergehen. Es ist eine Thatsache, dass zwischen den Spinalganglien und den Kopfganglien der Unterschied besteht, dass die ersteren an der Innenseite der Ursegmente liegen, die Kopfganglien dagegen auf der Außenseite. Nach FRORIEP (1901) haben wir es hier mit 2 verschiedenen Ganglienleisten zu thun, welche in der Occipitalgegend eine Strecke weit neben einander herlaufen. DOHRN (1902) erkennt aber diesen Unterschied nicht an, und auch GUTHKE (1906) findet, dass die Spinalganglienleiste das achte Segment, hinter dem letzten Kiemenbogen, überkreuzt und von der Innenseite der Ursegmente nach der Außenseite derselben zieht, wodurch die Kopfganglien auf der Außenseite der Kopfsegmente zu liegen kommen. Nach ZIEGLER steht die laterale Lage der Kopfganglien »wahrscheinlich in Beziehung zu der Placodenbildung und ist demnach die Folge der Ausbildung der eigenartigen Sinnesorgane, als deren palingenetische Reste jetzt die Placoden auftreten«. Schließlich meint GAST (1909), dass nicht nur an der Stelle, wo Kopf- und Rumpfganglienleiste nach FRORIEP eine Strecke weit neben ein-

ander herlaufen, eine doppelte Leiste sich findet, sondern dass diese Doppelnatur sich über den ganzen Rumpf erstreckt.

Wäre ZIEGLER's Ansicht richtig, so sollte die laterale Lage auch für die spinalen Ganglien die ursprünglichere gewesen sein nach meiner oben aufgestellten Theorie über die Beziehungen zwischen Seitenorganen und Kopfganglien, und es wäre die jetzige Lage, median von den Urwirbeln, als secundär zu betrachten. Und wird die Angabe GAST's bestätigt, wonach die Ganglienleiste im Rumpfe sowohl wie im Kopfe anfänglich eine Doppelnatur zeigt, so wäre hierin etwa ein Auftreten der alten Neigung zu erblicken, sich mit den Seitenorganganglien zu verbinden, eine Neigung, welche nur im Kopfe, wo sich das Lateralgangliensystem concentrirt hat, noch zur Entfaltung kommt, im Rumpfe dagegen verloren gegangen ist.

Die Prämandibularhöhle ist also als das vorderste Ursegment zu betrachten. Aus ihr gehen diejenigen Augenmuskeln hervor, welche vom Oculomotorius innervirt werden, und dieser wird allgemein als die zum Ganglion ciliare oder I. Trigeminalganglion gehörige vordere Wurzel betrachtet, eine Ansicht, welche wieder stimmt mit der Auffassung, dass das Ciliarganglion zu dem Prämandibularsomit gehört. Die beiden Prämandibularhöhlen liegen zu beiden Seiten der Chordaspitze, mit welcher also auch nach ZIEGLER die vordere Grenze des segmentirten Kopfabschnittes zusammenfällt.

Zum Schluss sei noch kurz die Meinung BALFOUR's (1884) erwähnt, wonach das Gehörorgan der Vertebraten sich aus den Organen der Seitenlinie herleite, mit denen sie in Bau, Funktion und Innervierung große Übereinstimmung aufweisen. Ihre Entstehung aus den Seitenorganen sollte dann nach meiner Theorie indessen schon bei den Würmern stattgefunden haben. Thatsächlich werden von EHLERS (1892) die Statocysten der Würmer zwar nicht auf Seitenorgane, sondern auf parapodiale Cirren zurückgeführt und eine ähnliche Entstehung wird von EISIG (1887) für die Seitenorgane angenommen. Von EHLERS werden mehrere Fälle angeführt, wo jederseits in mehreren Segmenten Statocysten anwesend sind, so bei *Aricia capsulifera*, *Oerstedii* und *acustica*, wo die Zahl der Statocystenpaare sich auf 3—5 beläuft. Dies spricht entschieden zugunsten eines metameren Ursprungs der Statocysten.

#### IV. Die Chorda und die Kiemenspalten.

Nachdem wir gefunden haben, dass sämtliche Sinnesorgane und das centrale Nervensystem der Vertebraten sich auf Grund meiner Theorie



vollständig auf die betreffenden Organe der Anneliden zurückführen lassen, bleiben noch zwei andere für sämtliche Chordaten charakteristische Bildungen übrig, welche beim Aufstellen einer Vertebratentheorie nicht unerwähnt bleiben dürfen. Es sind dies die Chorda und die Kiemenspalten.

Kein anderes Organ der Vertebraten ist wohl auf so viele verschiedene Organe der Evertebraten zurückgeführt worden wie die Chorda. Nach der Art seiner ontogenetischen Entstehung läßt sich nicht mit Gewissheit entscheiden, zu welchem der 3 Keimblätter das Chordagewebe zu rechnen ist. Die Meinungen darüber gehen denn auch weit auseinander. Meine Ansichten über die Chorda stützen sich mehr auf ihren histologischen als auf ihren morphologischen Charakter.

Dabei ist nun an erster Stelle ein Unterschied zu machen zwischen der Chorda der Acranier und derjenigen der Cranioten. Bei den Ascidien finden wir bekanntlich eine einfache Zellensäule, innerhalb welcher Vacuolen auftreten. KOWALEWSKY's Angabe, wonach diese Vacuolen auf der Grenze je zweier Zellen auftreten, von KLAATSCH (1895) verworfen, konnte ich (1910) jedoch bei den Appendicularien vollauf bestätigen. Die Vacuolen verdrängen die Zellen fast vollständig, wodurch aus der zelligen Chorda eine mit Gallerte gefüllte Röhre wird, an deren Peripherie die Reste der verdrängten Zellen epithelartig gelagert sind.

Auch die Structur der *Amphioxus*-Chorda, aus dicht hintereinander liegenden, faserigen Plättchen aufgebaut, zeigt, wie EBNER (1895) betont, einen wesentlichen Unterschied gegenüber dem typischen Chordagewebe der Wirbelthiere.

Ebenso wie in so manchen anderen Hinsichten lassen sich also die Verhältnisse bei den Acraniern nicht denjenigen der Cranioten ohne Weiteres gleichsetzen. Charakteristisch ist ja für sämtliche Cranioten ein aus zahlreichen großen blasigen Zellen zusammengesetztes Gewebe, dem Pflanzenparenchyme ähnlich. Das Protoplasma dieser Zellen bildet bloß einen dünnen Wandbelag, worin sich der Kern befindet. Besonders gegen die innere Oberfläche der Chorda sammelt sich das Protoplasma und die Kerne.

Eine vollkommen damit übereinstimmende Gewebeart wird, sei es auch wenig allgemein verbreitet, bei den Anneliden und Mollusken angetroffen. Von LWOFF (1893) wurde z. B. die Aufmerksamkeit gelenkt auf eine derartige aus blasigen Zellen zusammengesetzte Bildung, welche von ROHDE zuerst beschrieben wurde bei *Sigalion* und einigen anderen Anneliden. Dieses Gewebe befindet sich über der Bauchganglienkettenkette und dient zur Anheftung von Muskeln, ebenso wie die Chorda. Auch

auf seine nahen Beziehungen zum Nervensystem legt LWOFF den Nachdruck, meines Erachtens mit weniger Recht, wie ich weiter unten darthun werde. Eine dritte Ähnlichkeit mit der Chorda glaubt LWOFF in der angeblich ectodermalen Herkunft dieses Gewebes zu finden: nach ihm ist ja auch die Chorda eine ectodermale Bildung. Doch gesteht er: »Ich kann nicht angeben, wie dieses blasige Gewebe (das Chorda-ähnliche Organ) bei *Sigalion* oder bei anderen Anneliden sich entwickelt«, so dass die »epitheliale« Natur von ihm offenbar bloß angenommen wird auf Grund der nahen Beziehungen, welche das Gewebe zum Nervensystem und zur Epidermis aufweist.

Bei den Gastropoden finden wir in dem sehr verbreiteten Zungenknorpel ein Gewebe, welches ebenfalls mit dem Chordagewebe in allen Hinsichten eine vollkommene Übereinstimmung aufweist. Im Innern der Muskelmasse der Zunge findet sich ein, bisweilen auch mehr als ein Paar »Knorpelstückchen«, welche eigentlich gar kein Knorpel sind, sondern aus großen blasigen Zellen bestehen. LOISEL (1893) widmete diesen Zungenknorpelstückchen eine ausführlichere Untersuchung. Bei den von ihm untersuchten Gastropoden fand er die großen, blasigen Zellen mit Muskelfibrillen untermischt, welche sich von der einen abgeplatteten Seite der Knorpelstückchen zur gegenüberliegenden ausspannen, also in die Richtung der kürzesten Achse derselben. Über die Substanz der Stückchen sagt LOISEL: »elles ont en effet une couleur d'un blanc bleuâtre, elles reprennent leur forme quand on les ploie et font ressentir une résistance assez forte quand on veut les dissocier.«

Bei *Littorina*, deren Entwicklung ich neuerdings verfolgte (1912), wurde ich wieder besonders betroffen von der Ähnlichkeit, welche das Gewebe des Zungenknorpels mit dem Chordagewebe darbietet. Die Muskelfasern fehlen hier nämlich vollständig, und das Gewebe der Gallertzellen hatte ganz das Aussehen von Chordagewebe. Nun habe ich bei *Littorina* Entwicklung der »Knorpel«-Stückchen genau verfolgen können und die dabei gefunden, dass sie ohne Zweifel mesodermaler Natur sind. Im Winkel, gebildet vom Ösophagus und der anfänglich rostralwärts gerichteten Anlage der Radulatasche, sammelt sich eine compacte Mesodermmasse, deren im Innern gelegene Zellen sich allmählich in der Gestalt der beiden Knorpelstückchen gegen die peripheren Zellen, welche zu Muskeln werden, abgrenzen und zu den typischen Blasenellen differenzieren. Dabei wird sogar ein Stadium durchlaufen, welches eine gewisse Ähnlichkeit mit dem »Geldrollenstadium« der Chorda dorsalis, wann dieselbe aus einer einzigen Reihe scheibenförmiger Zellen besteht, aufweist. Es besteht die Anlage der Zungenknorpel dann nämlich aus einer einfachen

Schicht hoher, säulenförmiger Zellen, senkrecht auf die abgeflachten Seiten der Stückchen gerichtet. Zwei kleinere Knorpelstückchen, welche außerhalb der beiden Hauptstücke liegen und im histologischen Baue vollständig mit denselben übereinstimmen, weisen dieses Stadium dagegen nicht auf. Sie entstehen erst sehr viel später, postembryonal, durch eine Wucherung von Bindegewebszellen, wie sie auch zwischen den Muskelfibrillen an anderen Stellen ziemlich allgemein verbreitet sind. In meiner *Littorina*-Arbeit habe ich weiter darauf hingewiesen, dass sich ein »Geldrollenstadium«, wie es auch die mittleren Zungenknorpel aufweisen (wenngleich die Zellen hier nicht die Gestalt von Geldstücken, sondern von Säulen haben), nur bei solchen Organen erwarten lässt, welche sich sehr früh anlegen, wenn die Zahl der Zellen noch beschränkt ist: bei solchen Organen also, welche in Folge hohen phylogenetischen Alters eine gewisse Selbstständigkeit in ihrer Anlage und Unabhängigkeit von den Factoren, welchen sie ursprünglich ihr Dasein verdanken, erlangt haben. Über den Ursprung des blasigen Knorpelgewebes können uns aber die beiden äußeren Stückchen offenbar besser belehren als die Hauptstücke, wogegen diese letzteren uns das Verständnis der Natur der Chorda näher zu bringen vermögen.

Dass das vesiculöse Stützgewebe bei den Vertebraten übrigens keineswegs auf die Chorda beschränkt ist, wurde von SCHAFFER (1903) gezeigt, der es bei fast sämtlichen Gruppen von Wirbelthieren an verschiedenen Stellen, besonders in Sehnen und Ligamenten, sei es auch vereinzelt, wiederfand. Es findet sich, dass Skelettheile, die bei niederen Formen aus vesiculösem Gewebe bestehen, bei höheren aus echtem Knorpel gebildet sind. Gelegentlich erzeugen die Bildungszellen des vesiculösen Stützgewebes Knorpelgrundsubstanz und können sich in echte Knorpelzellen verwandeln. Auch in der Chorda wurde bei vielen Urodelen das Auftreten von Knorpel beobachtet, welcher aus der Umwandlung der Chordazellen hervorgeht.

SCHAFFER (1910) gelangt denn auch zum Schluss, »dass das Gewebe (der Chorda) nur eine Form einer im Thierreich weitverbreiteten Art von Stützgewebe ist, welche man als blasiges Stützgewebe vom chordoiden Typus bezeichnen kann«.

Wenn man nun ein derartiges Stützgewebe in einem Fall, demjenigen der Zungenknorpel, so deutlich aus dem Mesoderm entstehen sieht, so will es mir nicht wahrscheinlich erscheinen, dass es in einer verwandten Gruppe ecto- oder entodermaler Herkunft sein könnte. Und zur Überzeugung wächst diese Meinung, wenn wir sehen, wie gut sie sich mit den ontogenetischen Befunden vereinbaren lässt. Denn eine Grenze zwischen



der Chorda- und der Mesodermanlage ist bei den Vertebraten anfänglich oft gar nicht vorhanden. Und wenn auch die Chorda der Ascidienlarven und des *Amphioxus* sich histologisch mit derjenigen der Cranioten nicht vergleichen lässt, so sei doch nebenbei hingewiesen auf die engen Beziehungen, welche ihre Ausdehnung, bei beiden Gruppen verschieden und auch von den Cranioten abweichend, hier ebenso wie bei den Cranioten mit der Ausdehnung des Mesoderms aufweist.

Offenbar dürfen wir diesen zelligen Knorpelbildungen bei Anneliden, Mollusken und Vertebraten keinen großen morphologischen Werth zuerkennen. Sie lassen sich nicht auf andere Organe oder Theile derselben zurückführen, welche allmählich diese Function erhalten haben sollten, sie entstehen eben dort, wo sie nöthig sind als Stützgewebe und zur Anheftung von Muskeln. Das Mesoderm differenzirt sich an solchen Stellen in Chordagewebe und in Muskelgewebe. So ist auch die Chorda der Säugethiere entstanden, und dass dabei ein langer, drehrunder Stab gebildet und für die Chordaten ebenso charakteristisch geworden ist wie die beiden flügel förmigen Zungenbeinchen für die Gastropoden, findet seinen Grund eben darin, dass das bei der gegebenen Muskelanordnung und Körpergestalt die am meisten praktische Form war. Bei den Ascidienlarven und Appendicularien, wo das Muskelgewebe auf den Schwanz beschränkt ist, findet sich auch die Chorda von Anfang an nur im Schwanz; beim *Amphioxus*, wo die Myotome besonders weit nach vorne reichen, ist das auch mit der Chorda der Fall, während bei den Cranioten die vordere Chordaspitze, wie wir oben sahen, zwischen den beiden Prämandibularsegmenten, d. h. also den vorderen Ursegmenten liegt.

Bloß die vielfach sehr frühe Sonderung der Anlagen von Chorda und Mesodermsegmenten hat der Erkennung ihrer Zusammengehörigkeit Hindernisse bereitet, obgleich die Ontogenie doch oft deutlich zu Gunsten derselben spricht. Wie BOEKE (1904) bei Muraenoiden zeigte, besteht im Kopfe, wenn die Chorda im Rumpfe sich schon aus dem Mesoderm herausdifferenziert hat, noch längere Zeit eine vollkommene Continuität beider.

Die Chordafage ist also jetzt auf die Mesodermfrage zurückgeführt. Wie lässt sich die Mesodermbildung der Chordaten zurückführen auf diejenige der Protostomia? Das Mesoderm entsteht aus der dorsalen Wand der Urdarmhöhle und im Umkreis des Mundes und wird danach von RABL (1888) als gastrales und peristomales Mesoderm unterschieden. Wir müssen nun annehmen, dass sich im Umkreis des Urmundes im Entoderm ähnliche Vorgänge abgespielt haben, wie im Ectoderm, weil beide genau ineinander passen, und das Eine gleichsam den Abguss des

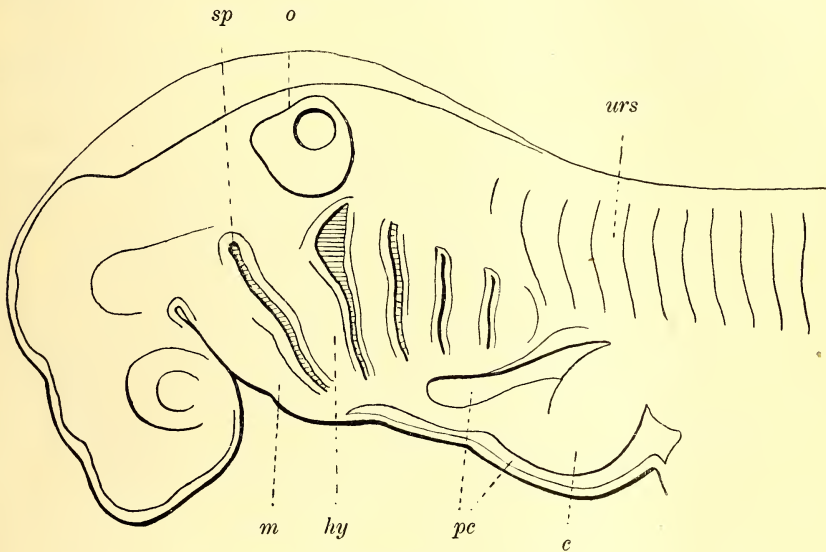
Anderen darstellt. Auch von innen gesehen hat natürlich der Blastoporus sich excentrisch hinterwärts eingengt, und die Zellen, welche, ebenso wie außen der Nervenring des Ectoderms, ursprünglich an der Innenseite einen entodermalen Ring um denselben bildeten, haben sich ebenfalls zu einem langen Streifen nach vorn ausgezogen und liegen jetzt unter der Anlage des Medullarrohrs, der Medullarplatte. Das ist nun eben die Chorda- und Mesodermanlage, wovon wir also annehmen müssen, dass sie anfänglich einen Ring um den Blastoporus gebildet haben. Das wird auch für die Ascidien durch die schönen Untersuchungen CASTLE's, CONKLIN's und anderer Forscher bestätigt: die Chorda- und Mesodermanlage liegt hier in der That anfänglich kreisförmig um den Blastoporus angeordnet.

Wie finden wir jetzt den Anschluss an die Protostomia? Auch hier bildet das Mesoderm gleich nach seiner Absonderung ungefähr einen Ring um den Blastoporus. Dieser Ring indessen ist vorn nicht vollständig geschlossen und hinten, wo anfänglich die beiden Teloblasten liegen, bedeutend mächtiger als auf den Seiten. Aber das Schlimmste ist, dass die ihn zusammensetzenden Elemente zuvor keineswegs einen entodermalen Ring um den Blastoporus gebildet haben, sondern zum Theil ectodermaler Herkunft sind. Nun ist die Furchung hier stark determinativ, und das macht sich auch bei der Bildung des Mesoderms bemerkbar, welches sich bekanntlich theilweise schon sehr früh absondert, als das sogenannte primäre Mesoderm. Das hat vielleicht die ursprünglichen Verhältnisse einigermaßen störend beeinflusst und deren Klarheit getrübt.

Denken wir aber an HATSCHKE's Voraussetzung, dass die Würmer und Mollusken von den Ctenophoren abzuleiten sind, und nach welcher in dem vierstrahligen Furchungstypus der Ersteren noch eine Andeutung des vierstrahligen Baues der Rippenquallen zu erblicken wäre, so fällt unser Blick gleich auf die Rippengefäße der Letzteren. Hier haben wir um die Mündung des Ösophagus in den Magen, also um den Blastoporus, gestellte Aussackungen des Darmes, in deren Epithel die Gonaden sich anlegen. Haben wir hierin etwa mit HATSCHKE (1878) die ursprüngliche Form des Mesoderms der Proto- und Tritostomia zu erblicken? Auf diese Andeutung möchte ich mich hier beschränken, vielleicht wird die Zukunft eine mehr entscheidende Antwort auf diese Fragen bringen, als zur Zeit zu geben möglich ist.

Schließlich seien dem Munde und den Kiemenspalten noch einige Worte gewidmet. DOHRN hat in seinem »Ursprung der Wirbelthiere« die Meinung geäußert, der Mund der Chordaten sei 2 Kiemenspalten gleichwerthig, welche median sich mit einander vereinigt haben. Schon

GEGENBAUR hatte die große Übereinstimmung betont, welche Zungenbein und Kiemenbogen einerseits und die Kieferbogen andererseits mit einander aufweisen. Wie die Ersteren je hinter einer Kiemenpalte, resp. dem Spritzloch liegen, so liegen Letztere hinter der Mundspalte. Anfangs sind sie ebenfalls paarig, um erst nachher in der Mitte zu verschmelzen. Bei sehr jungen Selachierembryonen bildet die Mundspalte jederseits ganz genau die Fortsetzung nach vorn der Spritzloch- und Kiemenreihe.



Textfig. 8.

Kopf eines Embryo von *Torpedo ocellata* im Stadium J—K. Nach einem in Kanadabalsam eingebetteten Kopfe gezeichnet. (Nach H. E. ZIEGLER, p. 657.) —  
*c* Herz, *m* Mandibularbogen, *hy* Hyoidbogen, *pe* Pericardium, *o* Ohrbläschen,  
*sp* Spritzloch, *urs* Ursegmente.

Die beiden Reihen wenden sich nach vorn allmählich ein wenig nach der Ventralseite, die Spalten werden immer länger, und wenn sich vor der Spritzlochspalte, welche sich noch in nichts von den Kiemenspalten unterscheidet, noch ein Paar Spalten befunden hätte, so würden diese sich in der ventralen Mittellinie sehr nahe berührt haben, und ihre Stellung würde genau derjenigen des Mundes entsprochen haben (Fig. 8). Auch im Schema der Metamerie des Kopfes nach ZIEGLER nimmt der Mund eine Stellung ein, welche vollkommen mit derjenigen der Kiemenspalten übereinstimmt. Schließlich hat DOHRN (1881) gezeigt, wie bei *Gobius*, *Hippocampus* und *Belone* die Mundhöhle zunächst zu beiden



Seiten der Mittellinie durchbricht und median noch eine Zeit lang geschlossen bleibt. Von Miss PLATT (1891) wurde dies für *Batrachus tau* bestätigt, von BOEKE (1904) bei Muraenoiden ebenfalls beobachtet. Für andere Teleosteer dagegen wird wieder angegeben, dass der Mund sich als ein querer Spalt in ganzer Breite öffnet, um sich dann allmählich zu erweitern, so dass der Regel doch offenbar keine allgemeine Gültigkeit zukommt.

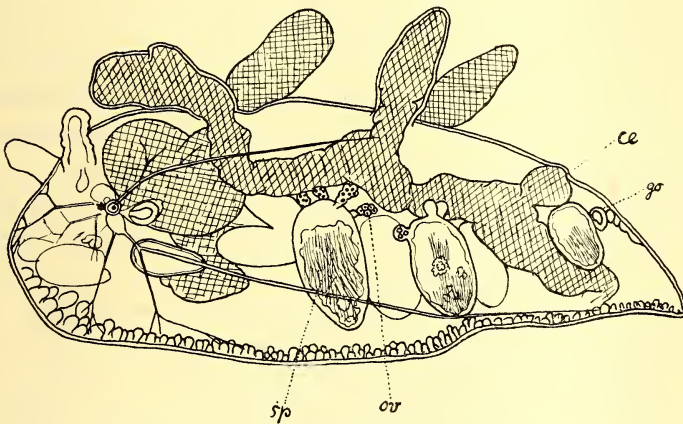
Dennoch scheint mir Vieles für DOHRN's Annahme zu sprechen, und in der Hoffnung, dass weitere Untersuchungen sie bestätigen mögen, wollte ich sie hier erwähnen.

Dann bleibt noch bloß das Auftreten der Kiemenspalten zu erklären. Bei den Ringelwürmern finden wir zwar die baumförmig verästelten äußeren Kiemen, wie sie z. B. bei Amphibienlarven aus dem Ectoderm gebildet werden, aber von Kiemenspalten keine Andeutung. Offenbar treten dieselben erst bei den Chordaten auf, und zwar nach GOETTE (1901) ursprünglich als segmental angeordnete Ausbuchtungen des Entoderms, welche sich gegen das Ectoderm anlegen und eine Öffnung nach außen erlangen. Die Vermuthung liegt auf der Hand, dass das active Auftreten des Entoderms, welches zu ihrer Entstehung führte, in Zusammenhang steht mit der eigenthümlichen Einrichtung des Darmsystems bei den Voreltern der Chordaten: Stomodaeum (nachher: Medullarrohr) und Enddarm mündeten hart nebeneinander in den Magen, während an der Vorderseite sich gar keine Öffnung findet. Wenn diese Vermuthung richtig ist, so kann es uns auch nicht wundern, dass bei den Würmern keine Andeutung von Kiemenspalten zu finden ist. Eher ließe sich etwas Derartiges dann bei den Mollusken erwarten, wo ebenfalls Stomodaeum und Enddarm hart nebeneinander in den Magen münden. Allein: hier wird der Eingeweidessack vollständig von der harten Schale umgeben, welche eine Communication des Magens mit der Außenwelt verhindert. Nur bei den Nudibranchiaten fehlt die Schale und ... in der That lässt sich hier etwas den Kiemenspalten Vergleichbares beobachten. Auch hier treibt das Entoderm paarweise, segmental angeordnete (unten zu motiviren) Ausstülpungen, welche sich gegen das Ectoderm anlegen und schließlich eine Öffnung nach außen erhalten, welche hier jedoch erst auf der Spitze einer Ectoderm-ausbuchtung entsteht. Ich meine natürlich die Cerata der Nudibranchiaten, welche ich, das versteht sich von selbst, nicht den Kiemenspalten der Vertebraten ohne Weiteres homolog stellen will, aber auf deren übereinstimmende Bildung ich hier doch die Aufmerksamkeit lenken möchte, weil sie uns vielleicht eine Andeutung geben können über die Art des

Entstehens der Kiemenspalten. Für die segmentale Anordnung der Cerata spricht das Folgende.

Die bei den Gastropoden latent gewordene Segmentirung, wovon nur noch die teloblastische Mesodermbildung ein Rest sein dürfte, tritt bei den Nudibranchiaten offenbar aufs Neue an den Tag, obgleich die betreffenden Erscheinungen noch wenig studirt worden sind; denn so gut wir seit CASTEEL (1905) mit der larvalen Entwicklung bekannt sind, so wenig wissen wir von der postlarvalen Entwicklung dieser Gruppe.

Im Jahre 1845 gab NORDMANN eine Abbildung von *Tergipes Edwardsi*, welche die Gonaden in metameren, paarigen Abtheilungen vertheilt zeigt,



Textfig. 9.

Junge Nacktschnecke von 1,84 mm Länge. — *ce* Anlage eines neuen Ceras, *go* Gonadenanlage, *ov* Eier, *sp* Spermien.

die mit den Cerata alterniren (in BRONN's Klassen und Ordnungen, Malacozoa, Taf. 55 ist diese Abbildung reproducirt).

Sehr deutlich tritt die anfänglich segmentirte Anlage der Gonaden an den Tag in den Abbildungen DAVENPORT's (1893), obgleich der Autor selbst das Gewicht dieses Ergebnisses gar nicht hervorhebt. Abwechselnd mit den Blindsäcken des Darmes, welche die Querreihen von Cerata tragen, liegen hier nämlich die Gonaden, auf beiden Seiten je 1 Ovarium und 1 Testis zwischen 2 hintereinander folgenden Reihen Cerata. Etwas Derartiges fand ich nun auch bei einem jungen Nacktschnecken aus dem Hafen Helders, welches vor einigen Jahren meine Aufmerksamkeit fesselte durch seine glashelle Durchsichtigkeit, welche es erlaubte, sogar die feinsten Nerven in ihrem Verlauf zu verfolgen. Auch hier

sah ich, wie vom hinteren Körperende aus eine doppelte Reihe von Gonaden sich entwickelte, welche je Eier und Sperma producirten, die Ersteren in besonderen Acini, wie aus Fig. 9 ersichtlich. Mit diesen segmentalen Gonaden alternirten nun wieder die Cerata, deren Bildung deutlich vom Entoderm ausgeht.

Nun bilden die Nudibranchier aller Wahrscheinlichkeit nach eine sehr recente Gruppe, aus den beschalten Gastropoden entstanden, worauf noch die Schale und das Operculum der Larven hindeutet. Mit den muthmaßlichen Vorfahren der Chordaten haben sie nichts zu schaffen, und die Kiemenspalten der Letzteren sind denn auch keineswegs auf die Cerata der Nudibranchiata zurückzuführen. Aber sie lehren uns doch, wie derartige Bildungen auftreten können; bei übereinstimmender Prädisposition sind durch ähnliche Ursachen bei Vertebraten und Nudibranchiaten vielleicht ähnliche Bildungen hervorgerufen auf dem Wege der »unabhängigen Entwicklungsgleichheit« EIMER's. Es läßt sich eben nicht so Vieles durch Functionswechsel erklären, wie es DOHRN versuchte, der die Kiemenspalten aus Segmentalorganen ableitete, welche sich in den Darm geöffnet hatten. Gerade bei den Chordaten sehen wir viel Neues auftreten und sich in progressiver Richtung entwickeln.

Beiläufig sei schließlich hier daran erinnert, dass von GOETTE (1905) eine Ableitung von Lungen und Schwimmblase aus einem Paar Kiementaschen wahrscheinlich gemacht worden ist, während auf der anderen Seite von EISIG (1881) bei gewissen Anneliden ein Paar umfangreicher Schwimmblasen, wahrscheinlich auch hier Aussackungen des entodermalen Darms, beschrieben wurde.

## V. Ergänzende Betrachtungen.

Wir haben gefunden, dass die meisten der bis jetzt betrachteten Organe der Vertebraten sich in wahrhaft überraschender Weise vollständig zurückführen lassen auf Körpertheile der Anneliden. Dazu sind jetzt noch einige andere Organsysteme zu nennen, welche ebenfalls bei Vertebraten und Anneliden eine auffallende Übereinstimmung zeigen. Weil aber diese Übereinstimmung von den Anhängern der Annelidenabstammung schon zur Genüge hervorgehoben und geprüft worden ist, so will ich mich hier bloß auf eine sehr kurze Erwähnung beschränken.

Das Blutgefäßsystem besteht bei den Anneliden gewöhnlich aus einem dorsalen und einem ventralen Längsgefäß, von welchen das dorsale in der Regel contractil ist. Im dorsalen Gefäß strömt das Blut von hinten



nach vorn, im ventralen dagegen von vorn nach hinten. Paarige Seitestämme verbinden die beiden Hauptstämme in jedem Segment mittels eines Capillarnetzes.

Das Blutgefäßsystem der Wirbelthiere lässt sich auf dasselbe Schema zurückführen. Der dorsale Stamm wird jetzt zum ventralen, worin sich, ebenso wie bei den Arthropoden, die Contractilität localisirt und das Herz sich entwickelt hat. Auch hierin geht der Blutstrom von hinten nach vorn. Der ventrale Stamm wird jetzt zur dorsalen Aorta descendens, in welcher das Blut wieder von vorn nach hinten strömt. Die segmentalen Verbindungstämme haben sich nur noch in der Gegend der Kiemenspalten erhalten. Diese Gegend erweist sich also in verschiedenen Hinsichten als die am meisten conservative Region des Wirbelthierkörpers, denn auch die Seitenorganganglien und deren Verbindungen mit den Spinalganglien haben sich bloß noch hier erhalten, ebenso wie der gemischte Charakter der den Spinalganglien entspringenden hinteren Nervenwurzeln.

Auch das Blut der Anneliden bietet große Übereinstimmung mit demjenigen der Vertebraten dar. Und zwar sind es merkwürdigerweise besonders die gefäßlosen Anneliden, bei welchen dies zu Tage tritt. Recht allgemein ist nämlich das Blut der Anneliden durch Hämoglobin rot gefärbt. Während nun bei allen mit Blutgefäßen ausgerüsteten Ringelwürmern das Hämoglobin im Blutplasma gelöst vorkommt, ist es bei den gefäßlosen an eine außerordentlich große Zahl von Blutkörperchen gebunden, welche eine so große Ähnlichkeit mit denjenigen der Vertebraten, speciell der Fische, aufweisen, dass dieselbe, wie EISIG (1887) bemerkt, nahezu allen Forschern, welche das Blut dieser Anneliden zu untersuchen Gelegenheit hatten, aufgefallen ist. Für weitere Besonderheiten verweise ich auf EISIG's ausführliche Besprechung dieses Gegenstandes (1887).

Auch auf die Übereinstimmung, welche das Urogenitalsystem der Wirbelthiere in seinen frühesten Anlagen mit demjenigen der Anneliden darbietet, brauche ich kaum mehr hinzuweisen. Weil ich der Kenntniss dieser Verhältnisse und deren Deutung nichts Neues hinzuzufügen habe, verweise ich auf die ausführliche Discussion, welche FELIX (1906) in HERTWIG's Handbuch denselben widmet.

Zum Schluss will ich noch einmal kurz alle die Thatfachen oder Verhältnisse zusammenstellen, welche durch die von mir hier auseinandergesetzte Annelidentheorie erklärt werden, und die andererseits als Stütze für dieselbe angeführt werden können.

1. Die röhrenförmige Anlage der Medulla, das Auftreten des Canalis neurentericus und des Neuroporus (wenigstens des »provisorischen«) bei sämtlichen Chordaten.
2. Die caudale Verschiebung des Blastoporus bei der Gastrulation.
3. Die übereinstimmende Lage der Spinalganglien und der Bauchganglien. Selbständiges Verhalten der Ersteren.
4. Der entodermale Ösophagus der Chordaten. Bildung des Flimmertrichters bei den Ascidien (Hypophyse?).
5. Die Übereinstimmung der von EYCLESHEIMER beschriebenen pigmentirten Sehgruben mit den Pigmentflecken der Anneliden.
6. Der encephalogene Ursprung und die Inversion der Vertebratenaugen.
7. Die übereinstimmende Lage von Hirnplatte und Scheitelplatte.
8. Die Sonderung der Gehirnanlage in Archi- und Deuterencephalon.
9. Scheitelbeuge = Winkel zwischen Stomodaeum und Scheitelplatte.
10. Übereinstimmende Lage und Anlage des Gehör-, resp. statischen Organs.
11. Die Metamerie erstreckt sich bis zur Chordaspitze, zusammenfallend mit der Grenze von Archi- und Deuterencephalon.
12. Übereinstimmende Lage und Gestalt der Geruchsorgane.
13. Übereinstimmung der Organe der Seitenlinie.
14. Die Verbindung der Ganglien des Hinterkopfes mit Placodenganglien.
15. Die Metamerie.
16. Das terminale Wachsthum.
17. Das Blutgefäßsystem und das Blut.
18. Das Urogenitalsystem.

Die 4 letzten Argumente dienten schon lange Zeit als Stütze für die Annelidentheorie in ihrer alten Form.

Mehr als je zuvor stehen jetzt die Ascidien und *Amphioxus* isolirt da. Nur in den grundlegenden Hauptzügen ihrer Organisation stimmen sie mit den Cranioten überein und können in dieser Hinsicht zur Klärung z. B. der frühesten Entwicklungsvorgänge der Vertebraten beitragen. Aber in allen Einzelheiten, in welchen die Cranioten eine so treffende Übereinstimmung mit einander und mit den Anneliden darbieten, weichen sie so gründlich von denselben ab, dass ein gemeinsamer Ursprung ausgeschlossen scheint. Denn ebensowenig wie sich die Cranioten von den Acraniern ableiten lassen, ebenso aussichtslos ist der Versuch, die Acranier aus den Cranioten durch Reduction hervorgehen zu lassen, wie es DOHRN wollte. Es ginge noch, durch Reduction zu erklären die ab-

weichende Gestalt des »Hirnbläschens«, das Fehlen der Geruchsorgane und Spinalganglien und, bei den Ascidien, das Fehlen der Metamerie, der secundären Leibeshöhle, der Nephridien. Aber wie wäre es möglich, den Statocyst und das »Auge« der Ascidienlarven durch Reduction von den betreffenden Organen der Cranioten abzuleiten? Wir müssten da wohl annehmen, dass zuerst diese Organe verloren gegangen seien, um nachher in völlig neuer Gestalt wieder aufzutreten, was doch allzu phantastisch wird, zumal in anderen Hinsichten die Abweichungen ähnlicher Natur sind. Ich verweise bloß auf den histologischen Bau der Chorda und den Bau der Nephridien des *Amphioxus*, während der Mund hier auch schwerlich aus der Verschmelzung zweier Kiemenspalten hervorgegangen zu denken ist, sondern offenbar der linken ersten Kiementasche der Cranioten entspricht (VAN WYHE, 1906).

Es bleibt uns angesichts dieser Thatsachen denn auch kein anderer Weg übrig als anzunehmen, dass die Acranier von anderen Protostomia in übereinstimmender Weise abzuleiten sind wie die Craniota von den Anneliden, und alle Versuche, den Bau einzelner Organe bei den Cranioten auf denjenigen der Acranier zurückzuführen, einzustellen. Wir müssen uns da vorstellen, dass es wieder die »unabhängige Entwicklungsgleichheit« ist, welche zu der Übereinstimmung in den Grundzügen der Organisation Anlass gegeben hat. Offenbar standen die Vorfahren des *Amphioxus* den Anneliden näher als diejenigen der Ascidien, worauf der metamere Bau hindeutet, während auf der anderen Seite die nicht segmentirten und cölomlosen Tunicaten den Mollusken näher stehen dürften.

Von der Homologie des Medullarrohrs mit dem Stomodaeum der Protostomia ausgehend, sind wir, in ungesuchter Weise weiter deducirend, zur Feststellung einer Übereinstimmung in den Grundlagen des Vertebraten- und des Annelidenkörperbaues gelangt, welche sich auf ungefähr sämtliche Organe erstreckt und so vollständig ist, dass wir uns in der That überrascht fühlen über dieses unvorhergesehene Resultat und uns bei der Ausarbeitung mehrmals zögernd gefragt haben, ob wir so weit in Einzelheiten gehen dürften. Aber auf der anderen Seite redete die Ontogenie oft eine so deutliche Sprache (ich denke z. B. an die Anlage des Medullarrohrs und an die offene Hirnplatte mit den pigmentirten Sehgruben) und alles stimmte in so wunderbarer Weise, dass die Überzeugung immer stärker wurde, dass die vorliegende Theorie auf einer richtigen und zuverlässigen Grundlage ruht und die lange gesuchte Antwort auf eine wichtige und vielumstrittene Frage bringt.

Was mich beim Ausarbeiten derselben immer wieder frappirt hat, ist, dass überall der Weg geebnet und sogar mit Wegweisern versehen,



die Thüre geöffnet war durch zahllose gewissenhafte Untersuchungen hervorragender Forscher. Wie viel größer ist ihr Antheil am Zustandekommen dieses Endresultats als derjenige, welchen ich selbst dazu beigetragen habe, der ich bloß die reifen Früchte ihrer mühsamen Arbeit zu pflücken, die fertig vorgefundenen Glieder der Kette aneinanderzuschmieden brauchte!

Zool. Station Den Helder 1912.

### Citirte Literatur.

- ASSHETON, R., 1905. On Growth centres in Vertebrate Embryos. in: Anat. Anz. Bd. 27.
- AYERS, H., 1890. Concerning Vertebrate Cephalogenesis. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 4.
- BALFOUR, F., 1876. On the Origin and History of the Urogenital Organs of Vertebrates. in: Journ. Anat. Phys. Vol. 10.
- 1878. A monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London.
- BATESON, W., 1886. The Ancestry of the Chordata. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 26.
- BEARD, J., 1884. On the Segmental Sense organs of the lateral line, and on the Morphology of the Vertebrate Auditory organ. in: Zool. Anz. Bd. 7.
- 1885. The System of Branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida etc. Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 26.
- 1888. The old mouth and the new. in: Anat. Anzeiger, Bd. 3.
- 1888. A Contribution to the Morphology of the Nervous System of Vertebrates. in: Anat. Anz. Bd. 3.
- BENEDEN, ED. VAN & CH. JULIN, 1884. La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. in: Arch. Biologie. Tome 5.
- BOEKE, J., 1904. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleosteer. in: Petrus Camper Bd. 2.
- BOVERI, TH., 1904. Über die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des *Amphioxus*. in: Z. Jahrb. Suppl. Bd. 7.
- BRACHET, A., 1905. Gastrulation et formation de l'embryon chez les Chordés. in: Anat. Anz. Bd. 27.
- BROOKS, W. K., 1893. The Genus *Salpa*. in: Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2.
- CASTEEL, D. B., 1905. The cell-lineage and early development of *Fiona marina*, a nudibranch Mollusk. in: Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. 59.
- CASTLE, W. E., 1896. The early embryology of *Ciona intestinalis*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 27.
- CONKLIN, E. G., 1905. The organisation and cell-lineage of the Ascidian Egg. in: Journ. Acad. N. Sc. Philadelphia (2). Vol. 13.

- DAMMERMAN, K. W., 1910. Der Saccus vasculosus der Fische ein Tiefeorgan. Zeitschr. Wiss. Z. Bd. 96.
- DAVENPORT, C. B., 1893. Studies in Morphogenesis. I. On the Development of the Cerata in *Aeolis*. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 24.
- DELSMAN, H. C., 1910. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Oikopleura dioica*. in: Verh. Rijksinst. Onderzoek Zee, Deel 3.
- 1912. Weitere Beobachtungen über die Entwicklung von *Oikopleura dioica*. in: Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. (2). Deel 12.
- 1912. Ontwikkelingsgeschiedenis van *Littorina obtusata*. Inaug.-Diss., Amsterdam (erscheint demnächst in deutscher Übersetzung).
- DOHRN, A., 1875. Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig.
- 1881. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. I. Der Mund der Knochenfische. in: Mittheil. Z. Stat. Neapel. Bd. 3.
- 1902. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 22. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. *ibid.* Bd. 15.
- EBNER, V. VON, 1895. Über den Bau der Chorda des *Amphioxus lanceolatus*. in: Sitzungsber. Acad. Wien. Bd. 104.
- EHLERS, E., 1892. Die Gehörorgane der Arenicolen. in: Zeitschr. Wiss. Z. Bd. 53, Supplement.
- EISIG, H., 1881. Über das Vorkommen eines schwimmbblasenähnlichen Organs bei Anneliden. in: Mittheil. Z. Stat. Neapel. Bd. 2.
- 1887. Die Capitelliden des Golfes von Neapel. in: Fauna Flora Neapel. Monogr. 16.
- 1898. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. in: Mittheil. Z. Stat. Neapel. Bd. 13.
- EYCLESHIMER, A. C., 1895. The early Development of *Amblystoma*, with observations on some other Vertebrates. in: Journ. Morph. Boston. Vol. 10.
- FAUVEL, P., 1902. Les otocystes des annélides polychètes. in: C. R. Acad. Paris. Tome 135.
- FELIX, 1906. Die Entwicklung des Harnapparates. in: HERTWIG Handb. Entw. Vertebr. Bd. 3, Teil 1.
- FRORIEP, A., 1882. Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. in: Archiv. Anat. Phys. Abth. Anat. 1882.
- 1885. Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus etc. *ibid.* 1885.
- Über die Ganglienleiste des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. *ibid.* 1901.
- 1906. Die Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. in: HERTWIG Handb. Entw. Vertebr. Bd. 2.
- FÜRBRINGER, M., 1897. Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. GEGENBAUR Leipzig. Bd. 3.
- GASSER, 1882. Zur Entwicklung von *Alytes obstetricans*. in: Sitzungsber. Ges. Naturw. Marburg. 1882.
- GAST, R., 1909. Die Entwicklung des Oculomotorius und seiner Ganglien bei Selachierembryonen. in: Mitth. Z. St. Neapel Bd. 19.

- GEGENBAUR, C., 1872. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Heft 3: Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskelettes der Wirbelthiere. Leipzig.
- GOETTE, A., 1890. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. Hamburg, Leipzig.
- 1901. Über die Kiemen der Fische. in: Zeitschr. Wiss. Z. Bd. 69.
- 1905., Über den Ursprung der Lungen. in: Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 21.
- GOODRICH, E. S., 1897. On the relation of the Arthropod Head to the Annelid Prostomium. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 40.
- GROBEN, C., 1908. Die systematische Eintheilung des Thierreiches. in: Verh. Z. Bot. Ges. Wien. 1908.
- GUTHKE, E., 1906. Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von *Torpedo ocellata*. in: Jenaische Zeitschr. Bd. 42.
- HATTSCHKE, B., 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 1.
- 1882. Studien über die Entwicklung des *Amphioxus*. in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 4.
- 1892. Die Metamerie des *Amphioxus* und des *Ammocoetes*. in: Verh. Anat. Ges. 6. Vers.
- HERTWIG, O., 1892. Urmund und Spina bifida. in: Arch. mikr. Anat. Bd. 39.
- 1906. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Vertebraten. Band 1, Theil 1. Capitel 3, 4.
- HIS, W., 1886. Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. in: Abh. Math.-Phys. Sächs. Ges. Wiss. Bd. 13.
- HUBRECHT, A. A. W., 1902. Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*. in: Verh. Akad. Amsterdam (2). Deel 8 No. 6.
- 1905. Die Gastrulation der Wirbelthiere. in: Anat. Anzeiger. Bd. 26.
- JELGERSMA, G., 1906. Der Ursprung des Wirbelthierauges. in: Morph. Jahrb. Bd. 35.
- KEIBEL, F. 1897. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Schweins. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Jena.
- 1900. Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbelthiere. in: Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 10.
- KLAATSCH, H., 1895. Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule. 3. Zur Phylognese der Chordascheiden und zur Geschichte der Umwandlungen der Chordastuktur. in: Morphol. Jahrb. Bd. 32.
- KLEINENBERG, N., 1886. Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopodorrhynchus* etc. in: Zeitschr. Wiss. Z. Bd. 44.
- KORSCHULT, E. & C. HEIDER, 1910. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Allgem. Theil. Cap. 8.
- KOWALEWSKY, A., 1866. Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7). Tome 10.
- KUPFFER, K. VON, 1890. Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. in: Arch. Mikr. Anat. Bd. 35.
- 1894. Die Deutung des Hirnanhangs. in: Sitzg.-Ber. Ges. Morph. Phys. München.
- 1905. Die Morphogenie des Centralnervensystems. in: HERTWIG Handb. Entw. Vertebr. Bd. 2.



- LAMEERE, A., 1891. L'origine des Vertébrés. in: Bull. Société Belge Microscopie. Tome 17.
- 1905. L'origine de la Corde dorsale. in: Ann. Soc. R. Zool. Malac. Belg. Tome 40.
- 1910. Sommaire du Cours d'Eléments de Zoologie. *ibid.*, Tome 44.
- LANKESTER, E. R. 1880. Degeneration, a chapter in Darwinism. London.
- LOISEL, G., 1893. Les cartilages linguaux des Mollusques. in: Journ. Anat. Physiol. Paris. Année 29.
- LWOFF, B., 1893. Über den Zusammenhang von Markrohr und Chorda beim *Amphioxus* und ähnliche Verhältnisse bei Anneliden. in: Zeitschr. Wiss. Z. Bd. 56.
- 1894. Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda etc. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2). Tome 8.
- MALBRANC, M., 1876. Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. in: Zeitschr. Wiss. Z. Bd. 26.
- MEYER, ED., 1887. Studien über den Körperbau der Anneliden. in: Mittheil. Z. Stat. Neapel. Bd. 7.
- 1890. Die Abstammung der Anneliden. in: Biol. Centralbl. Bd. 10.
- MINOT, CH. S., 1897. Contribution à la détermination des ancêtres des Vertébrés. in: Arch. Z. Expér. (3). Tom. 5.
- NORDMANN, A. VON, 1845. Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Tergipes Edwardsi*. in: Mem. sav., Etrang. Acad. Pétersbourg. No. 4.
- PARKER, G. H., 1905. The function of the lateral-line Organs in Fishes. in: Bull. Bur. Fish. Washington. Vol. 24.
- PERRIER, ED., 1898. L'origine des Vertébrés. in: C. R. Acad. Paris. T. 126.
- PLATT, J. B., 1891. Further Contributions to the Morphology of the Vertebrate Head. in: Anat. Anz. Bd. 8.
- RABL, C., 1888. Über die Bildung des Mesoderms. *ibid.* Bd. 3.
- RACOVITZA, E. G., 1896. Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. in: Arch. Zool. Expér. (3) Tome 4.
- ROUX, W., 1888. Über die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. in: Anat. Anz. Bd. 3.
- SARASIN, P. & F., 1887. Aus der Entwicklungsgeschichte der ceylonensischen *Helix waltoni* Reeve. in: Z. Anz. Bd. 10.
- SCHAFER, J., 1903. Über das vesiculöse Stützgewebe. in: Anat. Anz. Bd. 23.
- 1910. Über das Verhältniss des Chordagewebes zum Knorpelgewebe. *ibid.* Bd. 37.
- SCHULTZE, O., 1890. Über die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies. in: Verh. Physic. Med. Ges. Würzburg (2). Bd. 23.
- SCHULZE, F. E., 1870. Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. in: Arch. Mikr. Anat. Bd. 6.
- SEDGWICK, A., 1884. On the Origin of metameric Segmentation and some other morphological Questions. in: Q. Journ. Micr. Science (2). Vol. 24.
- SEMPER, C., 1875. Die Stammverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. in: Arb. Z. Inst. Würzburg. Bd. 2.
- SPENCER, B. W., 1885. Some notes on the early Development of *Rana temporaria*. in: Q. Journ. Micr. Science (2). Vol. 25. Suppl.

- SPENGEL, J. W., 1881. *Oligognathus Bonelliae*, eine schmarotzende Eunicee. in: Mitth. Z. Station Neapel. Bd. 3.
- 1893. Die Enteropneusten. in: Fauna Flora Neapel. Monogr. 18.
- SPITZER, A., 1910. Über die Kreuzung der centralen Nervenbahnen und ihre Beziehungen zur Phylogenese des Wirbelthierkörpers. Leipzig und Wien.
- STEINACH, E., 1895. Motorische Function hinterer Spinalnervenzurzel. in: Arch. Ges. Physiol. Bd. 60.
- WYHE, J. W. van, 1906. Die Homologisirung des Mundes des *Amphioxus* und die primitive Leibesgliederung der Wirbelthiere. in: Petrus Camper Bd. 4.
- WILLEY, A., 1894. *Amphioxus* and the Ancestry of the Vertebrates. in: Columbia Univ. Biolog. New York. Vol. 2.
- WOODWARD, A. S., 1898. Outlines of Vertebrate Palaeontology. in: Cambridge Biological Series.
- ZIEGLER, H. E., 1908. Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbelthiere. in: Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 43.
-